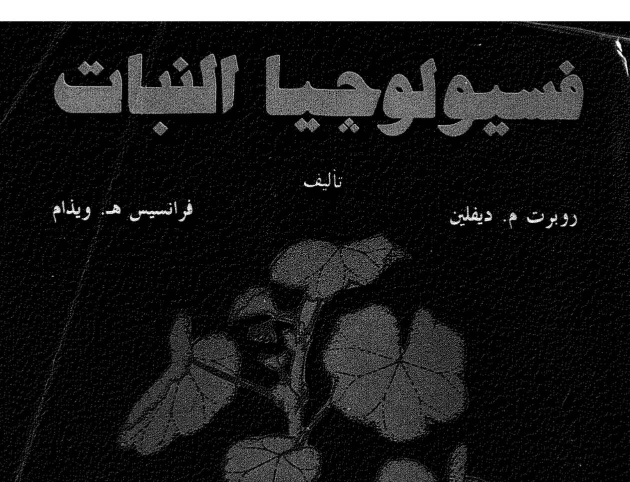
فسيولوجيا النبات



تأليف

روبرت م. ديفلين

فرانسيس هـ. ويذام

ترجمة

أ.د/ محمد محمود شراقى

أ.د/ عبد الهادى خضر

سعد الدين سلامة

نادية كامل

مراجعة

أ.د

محمد فوزى عبد الحميد

ARAB PUBLISHING GROUP

المجموعة العربية للنشر

إهــداء

فى ذكرى المرحومين والدى ووالدتى ، فى ذكرى أستاذى المرحوم الدكتور بكر أحمد ، إلى أساتذتى وزملائى وأبنائى فى الجامعات المصرية والعربية ، إلى إنعام وإلهام وأيمن وحمدى أهدى ترجمة هذا الكتاب .

محمد فوزى عبد الحميد

فسيولوجيا النبات

730

فسيولوجيا النبات

Plant Physiology

Fourth Edition

تأليف

روبرت|م. ديفلين

فرانسيس هـ. ويذام

ترجمــة

الأستاذ الدكتور/محمد محمود شراق

أستاذ فسيولوجيا النبات

كلية الزراعة – جامعة الزقازيق

الأستاذ الدكتور/عبد الهادى خضر

أستاذ فسيولوجيا النبات

كلية الزراعة بمشتهر – جامعة بنها

الدكتور/ على سعد الدين سلامة

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

كلية الزراعة – جامعة الزقازيق

الدكتورة/نادية كامل

أستاذ فسيولوجيا النبات المساعد

كلية الزراعة – جامعة الزقازيق

مراجعــة

الأستاذ الدكتور/ محمد فوزى عبد الحميد

أستاذ ورئيس قسم النبات الزراعى

كلية الزراعة بمشتهر – جامعة بنها

ARAB PUBLISHING GROUP



المجموعة العربية للنشر

حقوق النشر :

المحتويـــات

مقدمة الطبعة العربية

قامت النهضة الغربية الحديثة على الكنوز العلمية للرواد العرب الأوائل من العلماء والمفكرين ، بما ترجموه وأخذوه عنهم ، لذلك فإن النهضة الحديثة الغربية لم تبدأ من فراغ . واليوم آن الأوان لنا أن نأخذ عنهم سبل التقدم العلمى فقط ونترك لهم من عاداتهم وتقاليدهم مالا يروق لنا ولا يتناسب مع تقاليدنا وحضارتنا العريقة . لذلك فإننا اليوم فى حاجة ماسة ان تصم المكتبة العربية وان تزخر بالعلوم الحديثة من اجل مستقبل مشرق لشعوبنا ونحن نملك مقومات حضارية أعرق . وفى سبيل ذلك فإننا نسهم اليوم فى ترجمة أحدث وأرفع كتاب صدر فى الغرب فى علم فسيولوجيا النبات لمؤلفيه روبرت م. ديفلين وفرانسيس هـ. ويذام وبنشره يكون أول كتاب مترجم تضمه المكتبة العربية فى علم فسيولوجيا النبات الحديث . حيث إنه يزخر بالمعلومات الحديثة والرائدة على حد سواء وهو يغطى أكبر مساحة فى هذا العلم بطريقة موجزة تخدم الطلاب الناطقين بالضاد المبتدئين فى دراسة العلوم البيولوجية بالمرحلة الجامعية الأولى فى كليات العلوم والزراعة والتربية وقد يمتد أيضاً ليخدم طلاب الكليات العملية الأخرى مثل الطب والصيدلة وطب الأسنان والطب البيطرى الدارسين لبعض أبواب علم النبات العام – كما أنه مقدمة بسيطة للطلاب الدارسين لعلم الكيمياء الحيوية أيضاً خاصة الكيمياء الحيوية النباتية بما يضم بين طياته من معلومات حديثة متطورة للغاية فى هذا المجال .

امتداداً لما ذكره المؤلفان فى تقديم طبعتهما الانجليزية فإن هذا الكتاب قد رتبت أبوابه بطريقة منطقية من ناحية التسلسل العلمى المطلوب فى دراسة مثل هذه العلوم واشتمل على مجموعة من الأسئلة فى نهاية كل فصل كما ذيل كل فصل أيضاً بمجموعة من المراجع المقترح قراءتها للاستفادة بالمعلومات فى حالة رغبة الطلاب إلى المزيد من الإطلاع فى نقطة معينة فى هذا الخضم الهائل من المعلومات التى اتيحت فى العشرين سنة الماضية فى هذا العلم ذو الأهمية الكبرى لحياة الإنسان ورفاهيته ولإرتباطه الوثيق بالعلوم الأخرى ذات الأهمية الاقتصادية ألا وهى علوم الإنتاج النباتى . كما زود الكتاب فى نهايته بالعديد من المراجع التى بوبت حسب فصول الكتاب بطريقة يسهل على الطالب الرجوع إليها وهذا الكم الهائل من المراجع يبين المدى الواسع والعظيم من المعلومات التى يضمها هذا الكتاب الحديث ومدى الفائدة التى تعود إلى المكتبة العربية بترجمته من ناحية ووضع

طلاب العربية على أبواب العلم الحديث من ناحية أخرى .

اجتهدنا فى أن تكون ترجمتنا لهذا الكتاب المتطور فى متناول طلابنا وذلك بالبساطة فى التعبير ، وقد حاولنا أيضاً الاجتهاد فى ترجمة العديد من الاصطلاحات الفنية الجديدة التى يزخر بها هذا الكتاب والتى ضمتها النسخة الانجليزية . أما فيما يختص بأسماء العديد من النباتات التى ذكرها المؤلفان فقد كتباها إما باللغة الانجليزية الدارجة فى الولايات المتحدة أو بذكر الاسم العلمى للجنس فقط دون ذكر النوع أو بذكر الاسم العلمى للجنس والنوع معاً ، ولما كان العديد من بين تلك النباتات غير مألوف فى الوطن العربى بصفة خاصة ، إلا أننا قد اجتهدنا فى التعريف بهذه النباتات وذكر أسمائها العربية . ذكر المؤلفان أيضاً فى أماكن متفرقة فى بعض الأحيان ظروف الولايات المتحدة الأمريكية وقد حاولنا أن نقارن بينها وبين الظروف العربية بصفة عامة بما تم دراسته أو لم يتم بعد .

نحن سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ الدكتور عبد الهادى خضر بترجمته لبابى التغذية المعدنية والدكتور على سعد الدين سلامة بترجمته لبابى الأوكسينات والدكتورة نادية كامل بترجمتها لبابى الخلية والانتشار والدكتور عباس صقر بما قام به من المساهمة فى ترجمة باب الارتباع . ونحن أيضاً سعداء الحظ بمزاملة الأستاذ محمد دربالة مدير عام الدار العربية للنشر والتوزيع بما منحنا إياه من فرصة فى ترجمة هذا الكتاب من خلال برنامجه الفذ وبما يضيفه كناشر متميز للمكتبة العربية من كتب ومراجع علمية لخدمة العلم .

وإننا أيضاً لا ننسى الجهود المضنية والصبر الرائع والعمل الدائب للشاب المهندس حمدى قنديل والدكتور عبد الباقى حشاد اللذان أسهما بعملهما الرائع فى إخراج هذه النسخة العربية بصورة مشرفة وإلى جميع المراجعين اللغوين والعاملين فى الدار العربية للنشر والتوزيع ومطابع المكتب المصرى الحديث بموفور الشكر والثناء على ما قاموا به وبذلوه من جهد فى خدمة العلم والمكتبة العربية وطلاب وطننا العزيز .

محمد فوزى عبد الحميد

محمد محمود شراق

مقدمة الطبعة الأجنبية

تقدم الطبعة الرابعة من كتاب فسيولوجيا النبات – مقدمة فى مجال هذا العلم الحديث اليوم . وهى تحتوى على بعض من البحوث مع لمحات تاريخية فى صورة كتاب ذو حجم متوسط والذى قد صمم طبقاً للإحتياجات الفكرية للدارسين المبتدئين .

وكما هو الحال فى حقل العلوم فإن البحوث فى علم فسيولوجيا النبات تتزايد بسرعات عالية ، ولتقديم قواعد أسس فسيولوجيا النبات فقد ذكرنا أحدث البحوث التى أجريت بالإضافة إلى تقديم وتزويد الطلاب بالأبحاث الكلاسيكية الرائدة فى مساحة هى فى العادة تعطى فى جرعة قصيرة وموجزة فى الكتب الدراسية .

ولكى نحافظ على هذا الكتاب فى المجال العملى ، فقد سعينا إلى إتاحة وتقديم تفاصيل كافية لإستحثاث شغف الطلاب وفى نفس الوقت نضعهم على أبواب إدراك الاتجاهات البحثية .

وقد شجعنا الطلاب الذين لهم ميول واهتمامات خاصة بناحية معينة وخاصة فى فسيولوجيا النبات بتزويد وتزييل نهايات كل فصل بقراءات مقترحة ، والتى تقدم مصادر للمزيد من الدراسة وأيضاً كمرشد إلى المساحات التى تحتاج إلى المزيد من البحث .

ونزولا على رغبة واستجابة لمستخدمى الطبعة السابقة ، فقد أعدنا ترتيب الفصول لكى تقدم اقترابا أكثر منطقيا إلى دراسة فسيولوجيا النبات . فقد بدأ الكتاب بشرح الخلية وخلفيات المعلومات الأساسية ، وتغطى الفصول الست التالية العمليات الفيزيقية التى تعمل داخل النبات ، أما التسع فصول التالية فقد بنيت على أساس معالجة الكيمياء الحيوية النباتية والأيض أى التحولات الغذائية . أما الفصول السبع الأخيرة فهى تغطى منطقياً نمو النبات وإنماءه . كما شملت الطبعة الرابعة تغيرات أخرى ألا وهى تحريك شرح الغرويات ورقم الأس الأيدروجينى والمنظمات الكميائية إلى ملحقين فى نهاية الكتاب . وذلك لتحسين تتبع تدفق المادة العلمية – ولتقديم مرونة أكثر فى تغطية هذه المواضيع . كما تضمن أيضاً فى نهايات كل فصل أسئلة لتساعد الدارسين فى مراجعة مادة الفصل ولترتيب استيعابهم وفهم وإدراك ما يغطيه الفصل من معلومات .

قد حاولنا أيضاً أن نوضح أن فسيولوجيا النبات ليس فقط هذا العلم القصصى الأكاديمى ولكنه أيضاً علم له تطبيقاته الهامة لحياتنا اليومية ، فقد وضعنا الدارسين على أبواب هذا الحقل لنريهم ونوضح لهم كيف أن هذا العلم مثير وحيوى .

قد حفظنا أسلوب كتابتنا بقدر الإمكان واضحا ومستقيما بحيث إن قراءنا سوف يشعرون بالاستمتاع معنا فى هذا الحقل . ونحن أسعد حظاً فى معاونة ومزاملة واشتراك المصورة العلمية الموهوبة كريس مارى فان ديك التى منحت رسوماتها الحياة لكلماتنا والجمال لفسيولوجيا النبات .

وكنا سعداء الحظ أيضاً فى الحصول على مساعدات المراجعين الآتية أسماؤهم : جون باربر - جامعة ثيولان ؛ نورمان ميتشل - جامعة لومالندا - لاسيرا كامبوز ؛ روبرت نيل - جامعة تكساس فى أرلينجتون ؛ جيرى مك كلور - جامعة ميامى فى اكسفورد ؛ ميشيل ستروس - جامعة نورث إسترن ؛ دون ميلس - جامعة ميسورى فى كلومبيا ؛ موراى ى. دويزن - جامعة نورث داكوتا الحكومية . فى حقل متسع مثل حقلنا هذا ولصقل الأبحاث اليومية ، لا يستطيع إنسان أن يكون خبيراً بكل المساحات والمواضيع إلا أن مراجعينا جعلونا مطلعين أمينين مدققين . ونحن نمنحهم هذه الشهادة إلا أننا أيضاً نستبعدهم من أى تقصير قد يكون فى هذا الكتاب . العديد من الناس قد ساعدونا ، وإذا لم نذكرهم فلا يعنى هذا سوى ضيق المساحة . إليهم جميعاً نقدم عميق شكرنا .

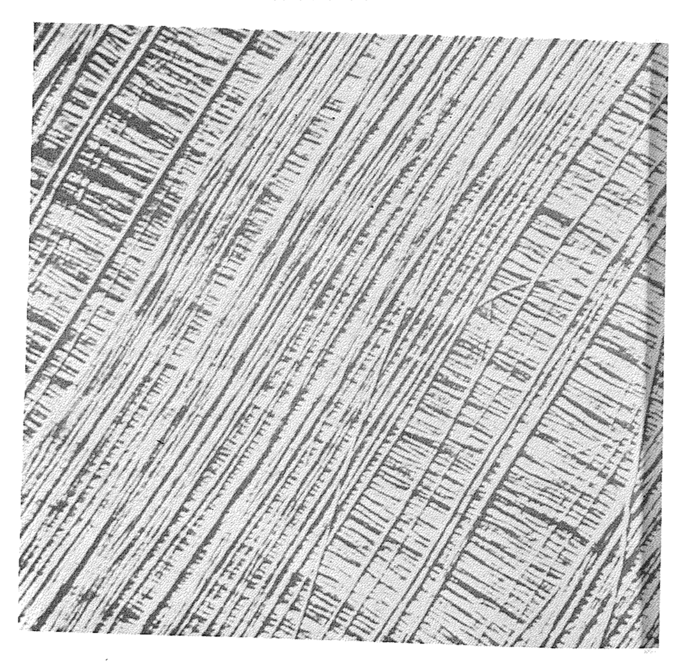
لإعداد هذا الكتاب فنحن نرغب فى شكر جين - فرنسوس فيليان (الناشر البيولوجى) التى حثتنا عند اللزوم والتى شجعتنا عندما احتجنا لذلك . ونحن نرغب بصفة خاصة شكر روبين ستورم فان ليبوين مديرة الإنتاج على جدها العظيم ومهارتها فى النشر .

روبرت م. ديفلين
فرانسيس هـ. ويذام

الفصل الاول

الخلايا النباتية : التركيب والوظيفة

Plant Cells: Structure and function



صورة إلكترونية دقيقة للجدار الخلوى للفالونيا *Valonia macrophysia* . تبين تنظيم الألياف السليولوزية .
مهداة من **K. Mühlethaler, Institut für Zellbiologie, Zurich.**

تعتبر الخلية الوحدة التركيبية والوظيفية الأساسية للحياة ، ويعتبر هذا المفهوم جزء من نظرية الخلية التى اقترحها عالم النبات ماتياس شليدن Matthias Schleiden وعالم الحيوان تيودور شوان Theodor Schwann خلال مطلع القرن التاسع عشر ، وقبل ظهور نظرية دارون Darwin عن التطور والنشوء (evolution) بحوالى العشرين عاماً . تعتبر تلك النظريتان « نظرية الخلية ونظرية التطور والنشوء » هما الركيزة الأساسية للعلوم البيولوجية الحديثة .

فى النباتات والحيوانات وحيدة الخلية تعتبر الخلية كائن حى كامل ، ولكن فى صور الكائنات الراقية عديدة الخلايا (multicellular organisms) فإنه يوجد تجمع لعدد كبير من الخلايا المختلفة والتى تنظم بكل دقة النمو growth والإنمائية التطورية development (التغير التشكلى morphogenesis) خلال تفاعلاتها الكيميائية وتخصصاتها الوظيفية . ليس من المدهش أن حجم وشكل النبات يتحدد أساساً بعدد ومورفولوجية وترتيب الخلايا النباتية ، وليس من المدهش حقا وجود علاقة بين البنائية الخلوية والوظيفة الخلوية . فعلى سبيل المثال فإن الأنسجة الموصلة conductive tissues للنبات تتكون من خلايا معدة تركيبيا للنقل السريع للماء والمغذيات .

وبالرغم من تعدد النواتج التخصصية والوظيفية للخلايا إلا أن الخلايا متشابهة إلى حد كبير فى احتوائها للعديد من الضروب الكيميائية والتركيبية المتشابهة مثل تلك التى توجد فى الغشاء البلازمى (Plasmalemma) وفى وجود الأحماض النووية(حمض دى أوكسى ريبونيوكليك deoxyribonucleic acid (DNA) وحمض الريبونيوكليك (RNA) ribonucleic acid)والتى تعمل كمكونات أساسية فى ميكانيكية نقل المعلومات فى جميع الخلايا ، لذلك- فالكائنات الأولية ذات الخلايا غير المحتوية على أنوية محددة (Prokaryotes) وكذلك الكائنات ذات الخلايا المحتوية على أنوية محددة (Eukaryotes) عادة ما تشترك فى الكثير من الخصائص العامة ، وحتى تلك الكائنات التى تظهر استثناءاً لنظرية الخلية مثل تلك المتعددة الأنوية Coenoclytic (multinucleate) فى الطحالب والفطريات التى تحتوى على أنوية وميتوكوندريا وبلاستيدات وتركيبات غشائية أخرى ، ووظائف الحياة فى هذا النوع من الكائنات المتعددة الأنوية لا تختلف عن الكائنات الأخرى فهى غالبا ما تبدو للفاحص العالم متشابهة فى وظائفها الخلوية مع جميع النباتات الأخرى .

ولذلك فإن فهم فسيولوجيا النبات يتوقف على فهم الأساس التركيبى والوظيفى للوحدة الحية « الخلية » ، ولذلك فيجب فحص الملامح التركيبية للخلية النباتية النمطية ،

ويجب أن ننوه هنا أن الميكروسكوب الألكترونى قد ساعد فى توضيح معالم هذه الوحدة التركيبية .

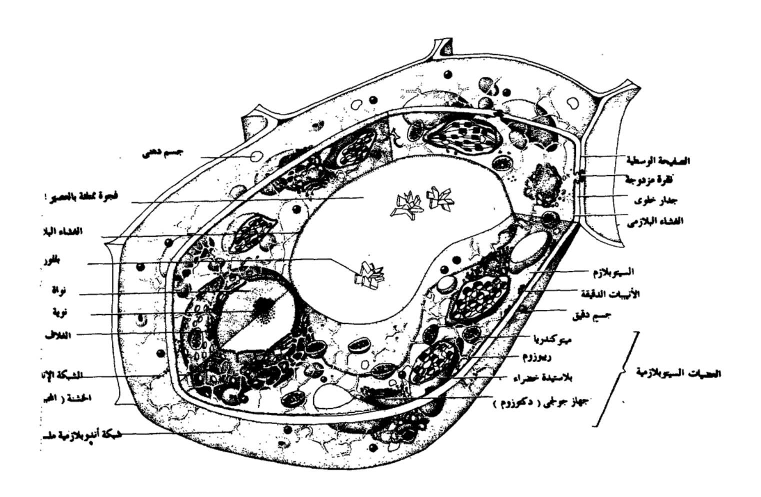
الخلية النباتية الصميمة « النمطية » "Typical" Plant Cell

لا وجود للخلية النباتية « النمطية » ، إلا أن تشابه الخلايا النباتية الحية يسمح لنا بتصور خلية تحتوى على عديد من التراكيب الموجودة فى الخلايا الحية . لذلك فإن تركيب الخلية الحية كما هو مبين فى شكل (١ - ١) يتميز بوجود جدار خلوى Cell wall يحيط بمساحة داخلية تحتوى على البروتوبلازم Protoplasm والذى يحتوى على السيتوبلازم Cytoplasm والنواة nucleus ونحن نطلق على تلك المكونات البروتوبلازمية بالبروتوبلاست Protoplast ، وعادة ما يقوم العلماء بفصل البروتوبلاست عن الجدر الخلوية واستعماله فى الدراسات الفسيولوجية والكميوحيوية .

يحاط السيتوبلازم بغشاء يعرف بالغشاء البلازمى Plasmalemma ، كما تحاط النواة بغشاء معقد يعرف بالغلاف النووى nuclear envelope ، ويوجد داخل السيتوبلازم العضيات النسيتوبلازمية cytoplasmic organelles التى تتضمن الميتوكوندريا mitochondria والبلاستيدات plastids والريبوزومات ribosomes والأنيبيات الدقيقة microtubules والجسيمات الدقيقة microbodies (سوف نعرف ونفرق بين هذه المصطلحات فيما بعد فى هذا الفصل) . كما يوجد داخل السيتوبلازم أيضاً تركيبات غشائية تعرف بالشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum وجهاز جولجى Golgi apparatus الذى يجاور فى العادة النواة ، والعضيات السيتوبلازمية والأغشية توجد فى المادة الأساسية للسيتوبلازم ground substance وهى الوسط الغروى غير المتميز الذى يتكون من العديد من المواد البيوكيميائية (أنظر ملحق أ) .

على الرغم من وجود مواد ذائبة كثيرة فى البروتوبلازم ، إلا أن البروتوبلازم ذو طبيعة غروية ، ويتميز بخصائص النظم الغروية . وترجع هذه الطبيعة الغروية للبروتوبلازم بالدرجة الأولى لوجود البروتينات . والسطوح المساحية غير المحدودة التى تقدمها البروتينات المنتشرة فى البروتوبلازم تساعد على وجود الظروف الضرورية للإدمصاص adsorption والحركة الكيمائية ومن ثم التفاعلات اللازمة للحياة ، وعلى ذلك يعتبر النظام الغروى أساسى لمظاهر المادة الحية . (أنظر ملحق أ الذى يوجز شرحاً للغرويات وخصائصها) .

الفجوات vacuoles : هى عبارة عن مساحة محاطة بغشاء مملوءة بسائل مائى أى **العصير الخلوى** Cell sap . توجد الفجوات العصارية مبعثرة فى السيتوبلازم فى الخلايا النباتية الحديثة السن ، بينما فى الخلايا البالغة فإن الفجوة تتميز بكبر حجمها ووجودها فى مركز الخلية ومحتوياتها محاطة بغشاء واحد هو الغشاء البلازمى الداخلى Tonoplast ويحتوى العصير الخلوى على مواد كيميائية ذائبة والتى تتضمن السكريات والأملاح والصبغات ونفايات نواتج عمليات التمثيل الغذائى « الأيض » وحتى البللورات .



شكل ١ - ١ : التركيب التمثيلى الكامل للخلية النباتية .

جدار الخلية Cell Wall

بصرف النظر عن وجود بعض الاستثناءات البسيطة ، فإن الكائنات تحتاج إلى دعامات ميكانيكية من بعض المركبات لكى تستمر فى شكلها المحدد . فالضغط المائى

المتولد فى خلايا النباتات والحيوانات لا يكون كافى دائماً لكى يحتفظ الكائن باستقامة تركيبه المترابط ، والدعامة فى عالم الحيوان إما أن تتكون من الهيكل الخارجى exoskeleton والذى يضم بداخله خلايا أخرى محصورة فى هذا الهيكل أو تتكون تلك الدعامة داخلياً « هيكل داخلى endoskeleton » حيث تلتصق به خلايا أخرى خارجياً . بينما فى النبات فإن كل خلية بذاتها تحاط بتركيب صلب هو جدار الخلية Cell Wall . وكما سنشرح بالتفصيل فيما بعد فإن صلابة جدار الخلية بالإضافة إلى ضغط الماء فى فجوة الخلية النباتية هما المسئولان عن ضغوط الامتلاء Turgor Pressures التى تبرز وتساعد فى الدعامة الميكانيكية للكائن الكامل .

بالإضافة إلى تقديم الدعامة الميكانيكية فإن للجدار الخلوى وظائف أخرى هامة والتى تعتبر جزء من ديناميكية التفاعل بين البيئة الخارجية والبروتوبلاست . على سبيل المثال فالجدر الخلوية تشترك فى إمتصاص وإنتقال الماء والمعادن وفى الإفراز Secretions وفى نشاط إنزيمى معين ، كما يعتقد علماء أمراض النبات أيضاً أن الجدر الخلوية ومكوناتها تلعب دورا هاما فى مقاومة المرض بمنع إختراق ما يكون طفيلياً .

ويقوم البروتوبلاست الحى بإنتاج وتعضيد الجدار الخلوى ، وبالطبع فإنه توجد خلايا لا يستمر فيها البروتوبلاست طويلا تلك المتخصصة فى وظائف التوصيل والتدعيم مثل الخشب Xylem كالقصيبات Tracheids والتى لا تحتوى على بروتوبلاست وتتكون من جدار ثانوى سميك والذى يصبح متخصصا بدرجة كبيرة من خلال عملية التكشف . وينتج البروتوبلاست مكونات الجدار الخلوى ويرسبها ملاصقة للسطح الخارجى للغشاء البلازمى . والمركب الرئيسى للجدار الخلوى هو السليولوز Cellulose وهو مادة كربوهيدراتية عديدة التسكر Polysaccharide يتكون من عدة آلاف من جزيئات السكر . وتشكل المواد البكتينية والهيميسليولوز واللجنين والسوبرين والبروتينات بما فيها الإنزيمات المكونات الأخرى الرئيسية للجدر الخلوية . وسوف نتناول الطبيعة الكيميائية لتلك المكونات الرئيسية لجدار الخلية فى فصل آخر .

تكوين الجدار الخلوى Cell Wall Formation

الصفيحة الوسطى Middle lamella :

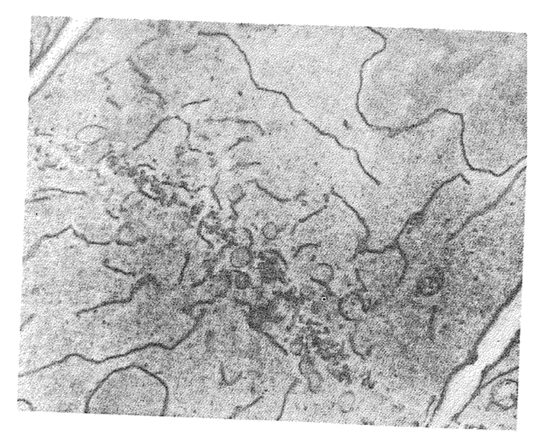
يبدأ تكوين الجدار الخلوى فى الطور النهائى Telophase للإنقسام الغير مباشر « الميتوزى mitosis » كما هو واضح فى شكل ١ - ٢ ، حيث تهاجر الأنيبيبات الدقيقة microtubules التى توجد فى السيتوبلازم فى إتجاه المنطقة الإستوائية equatorial region

للخلية وهذه الأنيبيات الدقيقة تمثل جزءاً من نظام أو تجمع لللويفات fibrils يسمى الفرجموبلاست Phragmoplast والذى يتكون بين النواتين البنويتين daughter nuclei وفى الأطوار المبكرة من الإنقسام أى فى مرحلة إنقسام السيتوبلازم Cytokinesis تتكون قطيرات droplets او حويصلات Vesicles ، تتجه هذه الحويصلات إلى الخط الإستوائى للخلية الأم على طول الفرجموبلاست وتلتحم مع بعض لتكوين الصفيحة الخلوية Cell Plate (أنظر شكل ١ – ٣) . والحويصلات التى تنتج من أجسام جولجى يحتمل أن تحتوى على مواد بكتيدية وهذه الحويصلات تشارك فى تكوين أولى الطبقات وهى الصفيحة الوسطية والتى تلصق الخلايا مع بعضها . خلال مراحل التكوين المبكر فإن هذه المادة البكتيدية تشبه الهلام Jellylike لاحتوائها على نسبة عالية من حمض البكتيك والذى يحتوى جزيئه على مايقرب من المائة أو أقل من جزيئات حمض الجلاكتورونيك α- -D galacturonic acid (أنظر الفصل الحادى عشر) . والمواد الأخرى التى توجد فى الصفيحة الوسطية هى أملاح غير ذائبة لحمض البكتيك ألا وهى بكتات الكلسيوم والمغنسيوم بالإضافة إلى كميات ضئيلة من البروتوبكتينات Protopectins .



شكل ١ – ٢ : صورة إلكترونية دقيقة لقطاع يمر بمماس عرضى لجدار خلية لحاء جذرية ، لاحظ الأنيبيات الدقيقة العديدة فى السيتوبلازم والموازية للجدار العرضى مكبرة × ٣١٠٠٠

عن : Biophoto Associates/ Dr. Myron C. Ledbetter/ Brookhaven National laboratory



شكل ١ - ٣ : صورة إلكترونية دقيقة تبين المرحلة الأولى لتكوين الصفيحة الخلوية فى الطور النهائى لانقسام خلية قمة جذر البصل . تطور الصفيحة الخلوية يمتد بانحناء من أسفل اليمين إلى أعلى اليسار . الشبكة الإندوبلازمية موجودة على جانبى الصفيحة الوسطى الخلوية (التكبير × ٩٤٠٠) .

عن K. Porter and R. Machado 1960. Biophys. Biochem. Cytol. 7: 167.

وجزىء البكتينات الذى يوجد بصفة أساسية فى الصفيحة الوسطية والجدر الابتدائية يحتوى على ٢٠٠ جزىء أو أكثر من مشتقات حمض الجلاكترونيك والذى فيه تتأستر (esterified) مجموعات الكربوكسيل على ذرة C_6 بمجموعات الميثيل (أنظر الفصل الحادى عشر) أما البروتوبكتينات والتى توجد فى الغالب فى الجدار الابتدائى تشبه البكتين ولكنها ذات أوزان جزيئية أكبر من البكتينات . وترجع صلابة (Hardening) الصفيحة الوسطى فى المراحل المتأخرة من تكوين الجدار الخلوى لوجود أملاح الكلسيوم والمغنسيوم لحمض البكتيك وكذلك عديدات التسكر المتضخمة كالسليولوز وفى بعض الأحيان اللجنين . خاصية ليونة الثمار الناضجة تكون مصحوبة بزيادة فى ذوبانية المركبات البكتينية للصفيحة الوسطى . ومن المحتمل أن تفقد تلك المركبات خاصية ترابطها والذى يرجع إلى تلك التفاعلات التى تشترك فيها إنزيمات تحلل البكتينات

Pectolytic enzymes والتى تزداد فى نشاطها كلما تقدمت الثمار فى النضج .

الجدار الأولى Primary Wall : بمجرد تكوين الصفيحة الوسطى تزداد الخلية فى الحجم وتستطيل ويصحب هذه الاستطالة ويتبعها تشرب الصفيحة الوسطى بثلاث أنواع من المركبات هى (١) السليولوز (٢) والهيميسليوليزات hemicelluloses والتى تتضمن صنوف من عديدات التسكر مثل الزيلانات xylans والأربنات arabans والجلكتنات glactans (٣) والجليكوبروتينات glycoproteins المحتوية على كربوهيدرات وبروتينات ومركبات أخرى . وينتج عن هذا الترسيب طبقة رقيقة سمكها من ١ إلى ٣ ميكرون ، ويطلق على هذه الطبقة التى تقع على السطح الداخلى للصفيحة الوسطى والسطح الخارجى للغشاء البلازمى بالجدار الابتدائى « الأولى » . ومن الجدير بالذكر أن الصفيحة الوسطى تقع دائماً بين الجدر الأولية للخلايا المتلاصقة . ومن الجدير بالذكر أيضاً أن العديد من الخلايا فى النباتات تحتوى فقط على جدر إبتدائية ولا تحتاج تلك الجدر إلى الذهاب أكثر فى تطور جدرها إنمائياً ، فالخلايا المرستيمية وخلايا البشرة epidermal cells والخلايا المشتركة فى التمثيل الغذائى من النوع ذو الجدر الابتدائية فقط .

تتميز إستطالة الخلية أساسا بالمطاطية الإنبساطية (Stretching) للجدار الإبتدائى ، ويوجد نوعان من هذه المطاطية . النوع الأول يأخذ طريقه خلال أو بعد تكوين الجدار مباشرة . وهذا النوع قابل للإنعكاس reversible [كما هو الحال فى شريط (حزام) المطاط rubber band] وتتميز بالمحافظة على إستمرارية الروابط الفرعية العرضية (cross-linkage) بين مكونات جدار الخلية . وهذه المطاطية الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على تلك الخواص المطاطة elastic للجدار . أما النوع الثانى من الانبساط الجدارى فهو غير قابل للانعكاس ويتميز بإعادة تكوين reformation الجدار أو تكسير الروابط بين مكونات الجدار وتؤدى هذه العملية إلى عدم قابلية الجدار للاستطالة . وهذا النوع الثانى من المرونة غير القابلة للانعكاس بسبب إحلال وإزاحة مكونات الجدار الأصلية وتشرب كميات إضافية من السليولوز ومركبات أخرى إلى فراغ الجدار Wall Space والتى تحدث نتيجة إعادة تركيب وترتيب الروابط العرضية بعد تناقص المطاطية . والمرونة غير الانعكاسية يمكن أن يقال عنها أنها تعتمد على خواص الجدار البلاستيكى plastic المرتبط بإعادة تكوين الجدار wall reformation . تضاف مواد جديدة أثناء أو بعد انبساط الجدار وذلك من خلال عمليتين الأولى وتسمى عملية الإغماد الداخلى intussusception وهى دخول المواد الكيميائية الناتجة من السيتوبلازم

مباشرة فى فراغات الجدار والثانية وتعرف بالتراكم apposition وهى تكوين طبقات جديدة على طبقات الجدار السابقة .

وبتحليل الجدار الأولى لخلايا غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile بواسطة بيشوب Bishop وبايلى Bayley وستيرفيلد Setterfield (7) فقد وجدوا أن الهيميسليولوزات توجد بتركيزات عالية بالمقارنة بالمواد البكتيدية . وبالمثل أوضح كل من راى Ray (29) وألبرشيم Albersheim (1,2) وجود تركيزات منخفضة من المواد البكتيدية فى الجدار الأولى . توضح هذه المعلومات أن الهيميسليولوزات والمواد الأخرى المكونة للجدار الأولى تلعب دوراً أساسياً هاماً فى المراحل الأولى لنمو الخلية عما كان معتقداً من قبل . وفى الحقيقة فالهيميسليولوز من نوع زيلوجلوكان Xyloglucan يظهر أنه يعمل كرابطة فرعية عرضية cross-link فى تركيب جدار الخلية ، والزيلوجلوكان عبارة عن أيدروجين مرتبط بالسليولوز ويرتبط أيضاً بالمواد البكتيدية المبلمرة polymers (4,20) – أى المواد البكتيدية المتجمعة والمرتبطة من جزيئات بسيطة وكثيرة العدد ، ويشك حاليا فى أمر هذه الرابطة الأخيرة .

فى دراسة لمكونات الجدار الخلوى لقمم جذور البصل وجد جينسن Jensen (19) أنه على الرغم من التركيز العالى للمواد البكتيدية والهيميسليولوزات فى الجدار الأولى لخلايا الحزم الوعائية الأولية فإن تلك المكونات السابقة منخفضة فى خلايا جدر خلايا القشرة Cortex ومنشآت البشرة Protoderm . ومع أن المكونات العامة للجدار الخلوى توجد فى كل جدار أولى ، إلا أن التركيز النسبى يظهر أنه يختلف باختلاف نوعية الخلايا . ويحتوى الجدار الخلوى على كمية مرتفعة من البروتين التركيبى الذى يتميز بأنه غنى بالحمضيين الأمينيين البرولين Proline والهيدروكسى برولين hydroxyproline .

الخيوط البلازمية (البلازمودزماتا) وحقول النقر Plasmodesmata and Pit Field :

الخيوط البلازمية (مفردها : Plasmodesma) هى خيوط Strands سيتوبلازمية فى خط إستواء الخلية المتصلبة حول خيوط الشبكة الأندوبلازمية خلال تكوين الصفيحة الخلوية . وهذه الخيوط التى تخترق الجدر الخلوية ، يعتقد أنها تعمل كطرق موصلة فى غاية الأهمية – للماء والمواد الأخرى عبر الخلايا . والخيوط البلازمية ربما توجد متجمعة فى جزء من الجدار تعرف بحقول النقر الأولية Primary Pit fields وهى مساحات رقيقة فى جدار الخلية . والنقر تقابل بعضها البعض فى الجدر الابتدائية للخلايا المتجاورة والتى تعرف بالنقر الزوجية pit pairs (أنظر شكل ١ – ٥) وبين الصفائح الوسطية

تكون جميعها ما يطلق عليه اسم الغشاء النقرى pit membrane . وفى تلك الخلايا التى لها جدار ثانوى فإن النقر إما أن تكون بسيطة أو ذات حافة (محفوفة bordered pits)[١] والفرق بينهما أن الجدار الثانوى عندما يتكون بعض الشيء فوق فجوة النقرة pit cavity ، فهو يعطى مظهر السطح المقعر عند النظر إليها رأسياً . أما النقر البسيطة غير مغمورة بأى زوائد إنمائية للجدار الثانوى .

الجدار الثانوى Secondary Wall : بمجرد تكوين الجدار الأولى فى الخلايا البارنشيمية parenchymatous cells تتوقف الخلية عن الاستطالة وعن ترسيب مواد الجدار ، بينما فى خلايا أخرى مثل القصيبات Tracheids والألياف fibers النامية فإن الجدار يستمر فى تغليظه Thicken بعد توقف إستطالة الخلايا ، وذلك بترسيب طبقات من السليولوز واللجنين وذلك لتكوين الجدار الثانوى . ويتراوح سمك الجدار الثانوى ما بين ٥ إلى ١٠ ميكرون وبنهاية ترسيب الجدار الثانوى يفقد الجدار الكثير من مرونته ويصبح فى النهاية غير مطاط بالكامل ، ولعلنا قد أدركنا الآن توقف إستطالة الخلية مع تكوين الجدار الثانوى ، والأكثر من ذلك فقد يؤدى تغلظ الجدار الثانوى إلى امتلاء معظم حجم الخلية ويسبب موت وتحلل البروتوبلازم ، ويؤدى موت السيتوبلازم إلى تكوين قنوات Lumen (أو فجوات cavity) تلك التركيب المميز لخلايا الألياف الدعامية وقصيبات الخشب .

كثير من الجدر الثانوية تحتوى على اللجنين تلك المادة اللاكربوهيدراتية المبتلمرة المشتقة من مركبات الفينيل بروبان Phenyl Propane Compounds مثل الكنفريل Coniferyl ، والكومريل P-Coumaryl وكحولات السينابيل Sinapyl alcohols ، وهذه المركبات الكحولية توجد فى الجدار مع الهيميسليولوزات ومركبات أخرى التى ترتبط عرضياً بالسليولوز . يحتل اللجنين المركز الثانى من حيث السيادة بعد السليلولوز بين مركبات النبات كله ، حيث يكون من أكثر المركبات الكيمائية وجوداً فى الجدر الثانوية ، وترجع أهميته أنه يضيف ويزيد من صلابة التراكيب التى يكونها . إلا أنه فى بعض النباتات يغلب ترسيب السليولوز النقى فى طبقات الجدار الثانوى ، والمثال المعروف لذلك هو ألياف القطن والتى يكون السليولوز النقى فيها أكثر من ٩٠٪ من وزن الجدار الجاف . بعض جدر الخلايا النباتية قد تغطى بالأديم (كيوتين Cutin) أو قد تتشبع بالسوبرين Suberin أو الشموع Waxes وهذه المواد تحمى الخلية من الفقد

(١) قد تعرف عربياً أيضا بالنقر المحفوفة .

المفرط للماء . وبالتأكيد يعتبر الأديم المتكون على أسطح الأوراق والسيقان ذا أهمية عظمى فى هذا الشأن .

السليولوز ومكونات الجدار الأخرى

Cellulose and Other Cell Wall Components

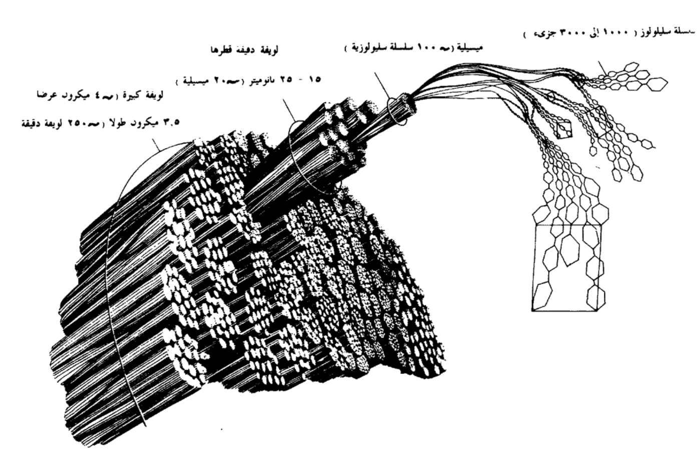
السليولوز مادة عديدة التسكر يتكون جزيئة من جزيئات متكررة من السكر السداسى بيتا جلوكوز اليمينى β -D-glucose (أنظر الفصل الحادى عشر) . والتدرج الهرمى لتنظيم ترتيب السليولوز فى جدار الخلية ، والذى يرتكز على زيادة التنظيم الترتيبى ، والذى يبدأ بسلسلة بسيطة من السليولوز والتى تستمر لتكوين الميسيل micelle ، ثم اللويفات الدقيقة microfibril ، ثم اللويفات الكبيرة macrofibril (أنظر شكل ١ — ٤) . يعتقد أن سلسلة السليولوز تتكون من ألف إلى ثلاث آلاف من جزيئات السليولوز مع ارتباط كل جزىء مع الذى يليه برابطة بيتا ١ — ٤ (β-1,4 linkage) « أنظر الفصل الحادى عشر » . وسلاسل السليولوز تكون تراكيب بللورية Crystalline Structures تسمى الميسيلات micelles . وكل ميسيلية تتكون من ١٠٠ سلسلة من السليولوز مرتبة فى صورة شبكية التركيب latticelike ، وتعتبر الميسيلية هى أصغر وحدة تركيبية للجدار الخلوى ، والمستوى الثانى فى التنظيم هو اللويفات الدقيقة والتى تحتوى على حوالى عشرين ميسيلية — وقطر اللويفة الدقيقة حوالى من ١٥ إلى ٢٥ نانومتر nanometers — وتتكون كل لويفة دقيقة من حوالى ٢٠٠٠ سلسلة سليولوزية ، وكل تجمع لحوالى ٢٥٠ لويفة دقيقة تنتظم لتكون اللويفة الكبيرة macrofibril ، وتلك اللويفات الكبيرة تشبه نسيج الحبل woven rope كل لويفة منها عرضها ٤ ميكرون وطولها ٣,٥ ميكرون، وتمد الجدار الخلوى بالعزم « القوة » الوافر .

إزالة المواد الغير سليولوزية من الجدار الخلوى يؤدى إلى تغير طفيف جداً فى شكل الخلية وفى معظم الخصائص الميكانيكية للجدار مما يدل على أن المركبات اللاسليولوزية تكون مبعثرة خلال الإطار السليولوزى (أى مواد مالئة لهذا الإطار) . وكل ليفة من القطن التى تُرى بالعين المجردة ربما تحتوى على حوالى ١٥٠٠ لويفة دقيقة وحوالى من ٧,٥ × ١٠^٨ سلسلة سليولوزية جزيئية .

نتيجة للدراسات التى أجريت فى معمل البرشيم Albersheim (3,4,20) على مكونات

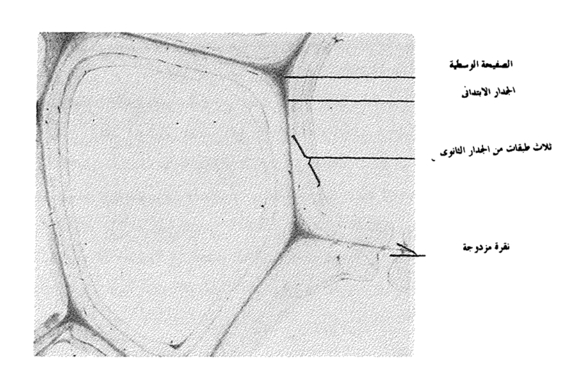
الجدار الأولى لمزرعة معلقات خلايا نبات الشنار الأمريكى Sycamore[1] فقد حصل علماء النبات على أول نموذج « موديل model » لترتيب مكونات الجدار الخلوى وميكانيكية الانبساط الخلوى (Cellular extention) . ويعتقد أن الزيلوجلوكنات Xyloglucans ذات رابطة تشابكية cross-linbage غير متكافئة خلال الروابط الهيدروجينية لميسيلات السليولوز – ويبدو أن ذلك هام للغاية فى الاستطالة الانبساطية بواسطة تفكك الجدار الخلوى ، وكما ذكر من قبل فإن تفكك الجدار الخلوى ينتج من كسر تلك الروابط التشابكية بين الزيلوجلوكنات وميسيلات السليولوز . ربما تضمنت دراسة الموديل أيضاً ما يساعد على تفهم تركيب الجدار الخلوى .

يمكننا تمييز ثلاث طبقات فى الجدار الثانوى ، كل منها له تنظيم دقيق مختلف للويفات دقيقة . على سبيل المثال فى جدر قصيبات الموز (أنظر شكل ٥ – ١) يمكننا تميز خمس طبقات : الصفيحة الوسطية ، الجدار الابتدائى الرقيق ، وثلاث طبقات للجدار



شكل ١ – ٤ : تنظيم سلاسل السليولوز الجزيئى إلى اللويفات الكبيرة واللويفات الدقيقة والميسيلات .

(١) قد يعرف عربياً أيضا باسم شجرة الدُلب Plane-Tree واسم الجنس العلمى Platanus وهو يتبع العائلة Platanaceae والاسم الإنجليزى السيكامور Sycamore خطأ لأن المقصود بهذا الاسم هو الجميز – وينتج من خشب الأشجار القشرة المعروفة باسم قشرة السيكامور وكلمة Plane تعنى فارة النجار .



شكل ١ - ٥ : صورة إلكترونية دقيقة لخلية من عمود وعائى (قصبة) جذر الموز .

مهداة من : W.C. Mueller, University of Rhocle Island.

الثانوى ، وأيضا نقر زوجية pit pairs . وعلى ذلك يمكن حساب تسع طبقات من الجدر تفصل بين خليتين متجاورتين من خلاياالقصيبات (١ صفيحة وسطية + ٢ جدار إبتدائى + ٦ جدر ثانوية للخليتين) .

تمثيل الجدار Wall Synthesis

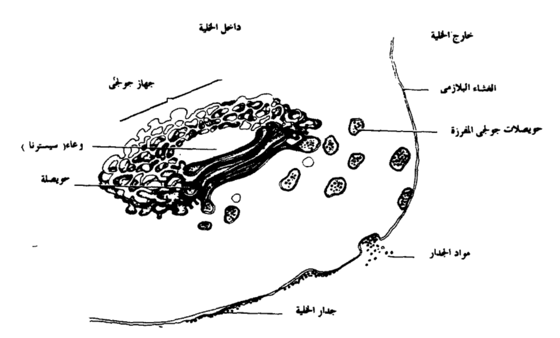
يتم بناء الجدار الخلوى عن طريق المواد التى ينتجها السيتوبلازم وتنتقل خلال الغشاء البلازمى (البلازما لما) إلى المناطق الجدارية . وقد أوضح رامسى وبرلين Ramsey and Berlin (28) باستخدام الميكروسكوب الإلكترونى أن مكونات الجدار تخترق البلازما بعملية مشابهة لعكس خطوات البينوسيتوزس[1] Pinocytosis . وبروتينات الجدار الخلوى التى تتمثل على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة وكذلك عديدات تسكر الجدر الخلوية والهيميسليولوزات والمركبات البكتيدية تلك التى تنتجها أجهزة جولجى ويبدو أن هذه المكونات تندمج فى حويصلات vesicles تتبرعم من أجهزة جولجى أو على الشبكة الإندوبلازمية ثم تخترق الأغشية البلازمية بطريقة تسمح لتلك المكونات أن تنتشر

(١) Pinocytosis هو امتصاص للمواد السائلة بواسطة الخلايا الحية

The uptake of fluid material by a living cell .

على السطح الخارجى لمنطقة الجدار (شكل ١ - ٦) .

وقد أشار كثير من الباحثين أن سليولوز اللويفات الدقيقة يترسب فى نظام متوازى خاصة فى المراحل الأخيرة من تكوين الجدار ، كما أوضح لدبتروبورتر Ledbetter (22) and Porter من نتائج أبحاثهما الأولى على خلايا لحاء الجذر (أنظر شكل ١ - ٢) أن القصيبات تتلاصق بشدة على السطح البينى بين الجدار الخلوى والسيتوبلازم وتكون موجهة بطريقة موازية للويفات السليولوزية الدقيقة الموجودة فى الجدار الخلوى . موضع الأنيبيات الدقيقة على السطح البينى « للسيتوبلازم - الجدارى » وتوازى إتجاهها مع الليفات السليولوزية الدقيقة فى الجدار الخلوى يدل على أن تلك الأنيببات الدقيقة تلعب دوراً مباشراً فى توجيه تلك اللويفات السليولوزية الدقيقة فى جدار الخلية .



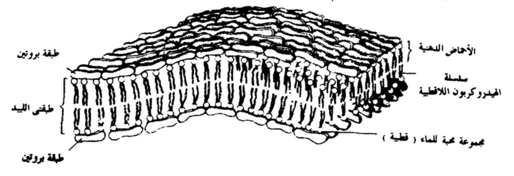
شكل ١ - ٦ : الحويصلات التى تتبرعم من جهاز جولجى وتمتزج بالأغشية البلازمية ثم تنطلق المواد بعد ذلك إلى منطقة الجدار .

الأغشية Membranes

لا بد أن نشير إلى الحقيقة أن معظم الأنشطة الخلوية تعتمد على تنظيم مختلف المكونات الكيماوية داخل الأغشية المرتبطة أو أغشية العضيات الخلوية وكذلك الشبكة الإندوبلازمية ، وقد استعمل الميكروسكوب الإلكترونى فى فحص تركيب الأغشية الخلوية .

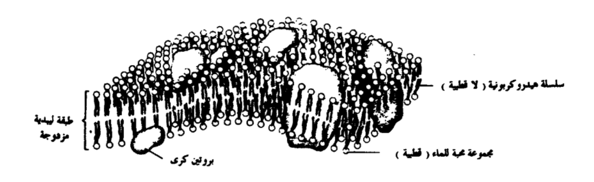
كان كل من دافسون ودانيل Davson and Danielle (11,12) أول من أوضحا نموذج

(موديل) – تلك « ذا طبقتى الجزىء ليبيدية المصاحبة للبروتين « Bimolecular Lipid Layer Associated With Protein (شكل ١ – ٧) . وقد استخلص هذان العالمان وجود خواص التوتر السطحى Surface Tension والنفاذية Permeability وأن تركيب الأغشية تحتوى على كمية كبيرة من الليبيدات التى تسمح بمرور المواد اللاقطبية nonpolar أو المركبات التى لا تحمل شحنات على سطوحها . ودلت ملاحظاتهما أيضاً أن طبقة البروتين توجد على كلا سطحى الغشاء بغرض نقل المواد القطبية أو ذات الشحنة السطحية أو المواد الأخرى التى تحتوى جزيئاتها على أجزاء قطبية وأخرى غير قطبية ، هذا « الموديل » يصور وجود طبقة مزدوجة من الليبيد محصورتين (سندوتش Sandwiched) بين طبقتين من البروتين . توجد ملاحظات مؤكدة (تعتمد على الحفر التجمدى freeze-etching والنفاذية والتغيرات التركيبية للأغشية) على أن « موديل الغشاء السندوتشى » "Sandwich model" لدافسون ودانيل لا يوجد فى جميع التراكيب الغشائية . وعلى الرغم من أن هذا « الموديل » « للوحدة الغشائية » "unit membrane" لا يوضح ديناميكية التغيرات فى نفاذية الأغشية ، إلا أنه يمدنا بقواعد وأسس العديد من التجارب التى تقودنا إلى فهم تركيب وديناميكية الغشاء .



شكل ١ – ٧ : « موديل » للوحدة الغشائية ذات الطبقتين لدانيلى ودافسون يوضح طبقتى الدهن بين طبقة من البروتين الجزيئى على كلا السطحين ، لاحظ مصاحبة النهايات القطبية من الليبد فى كل سطح من البروتين ، والنهايات اللاقطبية الأيدروكربونية من تركيب الليبد تتجه نحو الداخل والمركز .

يوضح شكل ١ – ٨ النموذج الأكثر قبولا اليوم للغشاء (أى الموديل المبرقش السائل The fluid mosaic model) والمكونات البروتينية ربما تتركب إنزيميا وربما تختلف جوهرياً من عضو خلوى لآخر . ولما كان من المؤكد أن الغشاء ذا طبيعة فسفوليبيدية بروتينية فإنه يمكننا بناء غشاء صناعى من بروتينات وليبيدات معروفة . تلك النموذج « الموديل » المبرقش السائل يدخل فى الحسبان تلك الخواص الديناميكية للأغشية وعلى الأخص إنتقال المواد الكارهة للماء hydrophobic (water-fearing) والمحبة للماء hydrophilic (water-loving) ، كما يعلل وجود المكونات الإنزيمية فى الغشاء والتغيرات فى النفاذية ، ويحتوى الغشاء على طبقتين double layer, or bilayer هما الفسفوليبيدات



شكل ١ - ٨ : « الموديل » الميرقش السائل the fluid mosaic model، الكريات الصغيرة والأعمدة الرأسية تمثل الفسفوليبيدات، وتنتشر الأجسام البروتينية الكبيرة على سطح الغشاء وفى داخله ، وكذلك تنتشر المواد الكربوهيدراتية والمواد الأخرى فى وسط الفسفوليبيدات

بذيولها الهيدروكربونية الكارهة للماء المتجهة للداخل ، والبروتينات الكرية globular proteins والتى تنتثر داخل الفسفوليبيدات والتى تشبه كريات البنج بونج Ping-Pong balls المختلفة الأوزان داخل بركة موحلة من سائل لزج Puddle of viscous fluid . والمركبات البروتينية ربما تكون تركيبية أو إنزيمية وربما تختلف جوهريا فى النوع والكمية من عض خلوى أو من نظام غشائى إلى آخر أو من وجه غشائى إلى الوجه الآخر على نفس الغشاء .

وهذا الموديل يدخل فى الحسبان الطبيعة الديناميكية للأغشية فى أن كل من المكونات والمنطقة السطحية ربما تتغير كإنعاكس reflected للتغير فى النفاذية والنشاط الإنزيمى على السطح الخلوى للكائن . وبالتالى فإن البروتينات والمكونات لا تكون مثبتة fixed ولكنها ربما تكون طافية « عائمة » floot فى وعلى الفسفوليبيد وبالتالى تكوين مبرقش « موزيك » من المركبات . والبروتينات جميعها من تلك الأحجام التى يمكنها أن تدفن embedded فى البيئة الليبيدية . والبروتينات ربما أيضاً أن تكون جزئياً كارهة للماء أو جزئيا محبة للماء . وفى إتجاه سطح الغشاء لابد أن نتوقع أن نجد نهايات من البروتين محبة للماء . وعندما يكون البروتين مصاحباً لطبقة ليبيدية ، لابد أن نتوقع تفاعلات كارهة للماء خاصة خلال وسط الغشاء .

هذا « الموديل » قد أوضح أيضاً وجود مكونات غشائية أخرى ، مثل مشتقات الكربوهيدرات والبروتينات ، فالكربوهيدرات الموجودة فى أغشية الخلية النباتية ربما تكون لها أهمية عظيمة فى مختلف عمليات النقل الخلوى السطحية اللازمة لدخول أو خروج مركبات معينة . وكما سنرى فيما بعد أن الأغشية ربما تحتوى على إنزيمات ، وحوامل carriers ، ومضخات بروتون Proton Pumps وبروتينات تركيبية ،

ومركبات طاقة عالية تلك التى تسهل إخراج وتحرك العناصر والكيماويات إلى داخل وخارج الخلية النباتية .

ومما لا شك فيه أن كمية الدهن والبروتين والمكونات الأخرى للأغشية من المحتمل أن تتغير من لحظة إلى أخرى بالتغير النسبى لتلك المجاميع المحبة والكارهة للماء ، لذلك فالأغشية « إختيارية النفاذية » «differentially permeable» أى أن تلك الأغشية تنظم خاصية مرور المواد المختلفة . وبالرغم من إستخدام إصطلاح **« شبه المنفذة »** «semipermeable» لوصف خاصية النفاذية لتلك الأغشية ، إلا أن هذا الإصطلاح لا يصف بدقة تلك الخاصية للأغشية الحيوية ، « شبه المنفذة » يعنى أن الغشاء منفذ للعديد من المركبات دون أى إختيارية ، كما يعجز هذا الإصطلاح أيضاً عن التعبير عن حقيقة طبيعة ديناميكية الأغشية ، وعلى ذلك فقد إستعاض العلماء عن هذا الإصطلاح بالإصطلاح « إختيارية النفاذية » «differentially permeable» الواسع فى وصف خاصية النفاذية للغشاء الحيوى ويصف كيفية تنظيم مرور المواد ذات الطبيعة المختلفة إلى داخل أو إلى خارج الخلية والعضيات الخلوية والفجوات بمعدلات مختلفة والتى تعتمد على الذوبانية النسبية لتلك المواد فى الليبيد والبروتين المكونة لتلك الأغشية . توجد عوامل أخرى تؤثر على النفاذية إلا ان المجال هنا لا يتسع لشرحها .

ويعرف النقل « بالسلبى » «passive» عند مرور المواد خلال الأغشية دون الحاجة إلى الطاقة الناتجة من عمليات التحول الغذائى للخلايا ، فالانتشار diffusion ، والتبادل الأيونى ion exchange ، وتأثير جبس – دونان Gibbs-Donnan effect ، والتدفق الكتلى mass flow جميعها يعتقد أنها صور من النقل السلبى (أو الإنتقال السلبى) .

بعض المواد ربما تتراكم فى الخلية أو تهرب إلى البيئة الخارجية بما يعرف بالنقل النشط active transport ، هذا التحرك للمواد عبر الأغشية يحتاج إلى الطاقة الحيوية ووجود مستقبلات أو حوامل receptors or carriers ويؤدى ذلك عادة إلى تجمع المواد عكس تدرج منحدر التركيز ، ويُسمى نظام الحامل المحتاج للطاقة بالمضخات pumps والتى تناولها العلماء بالتوضيح منذ فترة . وسوف نتناول الآن بالشرح النظم الغشائية وعضيات الخلايا النباتية على ضوء « موديل السائل المبرقش للأغشية » .

الغشاء البلازمى « البلازمالما » Plasmalemma

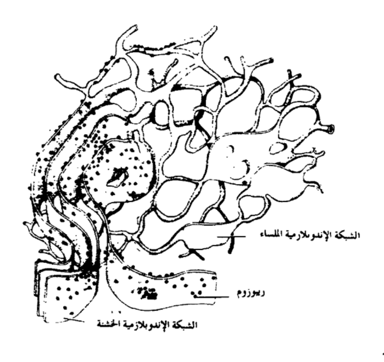
على الرغم من أن الجدار الخلوى يظهر كما لو كان يفصل الخلية عن الوسط الخارجى

إلا أن العديد من المواد تنتقل خلاله عن طريق المسام (pores) والبلازمودزماتا plasmodesmata أو ببساطة عن طريق الفعل التشربى للماء . ويتاخم هذا الجدار الخلوى غشاء رقيق مرن تركيبياً والمعروف بالغشاء السيتوبلازمى cytoplasmic membrane أو الغشاء البلازمى plasmalemma ، هذا الغشاء الذى يغلف السيتوبلازم ويكسو المكونات الخلوية . وبسبب التشابه بين الغشاء البلازمى والسيتوبلازم لذلك فيصعب علينا التمييز بينهما تحت الميكروسكوب الضوئى ، إلا أنه عند استخدام صبغات مناسبة فإنه يمكننا رؤية الغشاء البلازمى بوضوح باستخدام الميكروسكوب الإلكترونى . والغشاء البلازمى يغلف المكونات الخلوية وينظم عبور المواد من وإلى الخلية .

الشبكة الإندوبلازمية Endoplasmic Reticulum

يتشابك سيتوبلازم الخلية بنظام غشائى مرتبط متقن يعرف « **بالشبكة الإندوبلازمية** endoplasmic **reticulum** (ER) » ، وتظهر الحويصلات كنظام من وحدة واحدة غشائية كفجوات محاطة وتختلف فى حجمها وشكلها وفى الغالب تعطى مظهر « الأنيبيبات الشبكية » «network of tubules» (أنظر شكل ١ - ٩) . فى بعض أجزاء السيتوبلازم تظهر الحويصلات كحافظات مفلطحة تعرف « **بالسسترنات** » (أى المستودعات أو الحويصلات) Cisternae (مفردها Cisterna) . وفى بعض الأحيان تمتلىء تلك الأوعية بالسائل . وبالرغم من محافظتها على مظهرها العام ، إلا أن الشبكة الإندوبلازمية ربما تتحور خلال الإنماء وأيضاً خلال نشاطات معينة للخلية ، وعلى سبيل المثال ، خلال النشاط التمثيلى الخلوى النشط ربما يصاحب العديد من الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية ، وعندما تلتصق الريبوزومات بالشبكة الإندوبلازمية فإنها تكون جزء من الشبكة يعرف بالشبكة الإندوبلازمية الخشنة rough endoplasmic reticulum وفى هذه المصاحبة فإن الريبوزومات تشترك مباشرة فى تمثيل الببتيدات العديدة « البولىببتيدات - أى تمثيل البروتينات » والتى تفرز إلى داخل توجيف الشبكة الإندوبلازمية "Lumen" والتى قد يُطلق عليها اسم « الفراغ الداخلى الحويصلى للشبكة الإندوبلازمية » "intercisternal space of ER" . وفى تمثيل الجدار الخلوى فإن ببتيدات عديدة معينة يظهر أنها تنطلق من أسطح الريبوزومات وتتحرك إلى داخل تجويف الشبكة الإندوبلازمية ثم إلى أجهزة جولجى المصاحبة . وفى بعض الأحيان لا تصاحب الريبوزومات الشبكة الإندوبلازمية وعندئذ تسمى « بالشبكة الإندوبلازمية الملساء "smooth endoplasmic **reticulum** . تلعب تلك الشبكة الملساء دوراً أساسياً هاماً فى

تمثيل وتجميع « **الجليكوليبيدات** » "glycolipids" (أى المركبات التى تتكون من كحولات وأحماض دهنية وكربوهيدراتية) .



شكل ١ – ٩ : تركيب الشبكة الإندوبلازمية .

وطبقاً للملاحظات العديدة فإن تجويف الشبكة الإندوبلازمية تتصل بالغلاف النووى وتمتد لتصل إلى سطح الخلية (35,38) . وفى الحقيقة فقد وجد البعض أن أغشية من هذا النظام موجودة فى الجذر الابتدائية لبعض الخلايا بل وتمتد إلى الخلايا المتجاورة (36,37,38) . كما أوضح والى Whaley وزملاؤه (36,37) أن اتصال الغشاء النووى مع الشبكة الإندوبلازمية يزيد من سطوح الاتصال بين المكونات النووية وسيتوبلازم الخلية ويعمل كنظام موصل داخل الخلية . كما أن هناك بعض أشرطة الشبكة الإندوبلازمية تمتد من خلية إلى أخرى وهذا يعنى أن هناك إتصال مباشر بين أنوية الخلايا المتجاورة وذلك من خلال الشبكة الإندوبلازمية المتصلة بأغشية الأنوية .

تقسم الشبكة الإندوبلازمية السيتوبلازم إلى حجرات « أجنحة » عديدة وصغيرة . هذا التنظيم «الحُجَرِى» للسيتوبلازم قد لاقى عناية خاصة فى السنوات الأخيرة . وداخل هذه الحجرات « أو الشقق » ربما تتراكم إنزيمات معينة ومركبات أيضية معينة أو تخرج منها هذه المركبات – وربما يكون لهذا النظام أهمية خاصة حيوية للخلية . وسوف نرى

فيما بعد على سبيل المثال أن إتمام النظام بمركبات أيضية معينة واستبعاد البعض الآخر يمكنه التحكم فى التفاعلات لكى تدخل فى اتجاه معين . إلا أن المعلومات المتاحة حالياً فى هذا الشأن غير كافية ولذلك فقد عكف العلماء على إجلاء أهمية الشبكة الإندوبلازمية ووظيفتها العامة فى الخلية .

أجهزة جولجى Golgi Apparatus

تبدو أجسام جولجى Golgi bodies « أو الدكتوزومات « "Dictyosomes" كما تُرى بالميكروسكوب الإلكترونى فى القطاع العرضى أنها ذات تركيبين محددين : كومة مكدسة من خمس إلى خمس عشرة من الأغشية المرتبطة المفلطحة والمنبسطة الوعائية (cisternae) ، والعديد من الحويصلات الكروية الصغيرة والتى تظهر كمجموعة حول حواف تلك الأوعية (36,37) (أنظر شكل ١ – ١٠) . كل من أوعية جولجى Golgi cisternae ، والحويصلات vesicles (أو « أجسام جولجى » "Golgi bodies") يُطلق عليها « أجهزة جولجى » "Golgi apparatus" .

أغشية أجسام جولجى تتشابه إلى حد ما مع تلك للشبكة الإندوبلازمية . وفى الحقيقة بعض الامتزاج بين أوعية جولجى والشبكة الإندوبلازمية قد تأخذ طريقها (17) . وقد إقترح الباحثون أيضاً أن الحويصلات المصاحبة لأوعية جولجى تمتزج مع الأوعية **الإندوبلازمية أو تندمج مع بعضها لتكوين أوعية الشبكة الإندوبلازمية .**



شكل ١ – ١٠ : صورة إلكترونية دقيقة لأجهزة جولجى والحويصلات فى خلايا قشرة جذر الفجل .

مهداة من : M.A. HAYAT, Kean College of New Jersey.

أجهزة جولجى لم تعزل بحالة نقية حتى الآن ، إلا أن دراسات الصور الألكترونية تدل على أن هذا النظام من الأغشية يدخل فى عمليات الإفراز Secretory Processes ، على وجه الخصوص تحتوى الحويصلات على منشئات « مولدات » الجدار الخلوى (على سبيل المثال عديدات التسكر ، وبروتينات ومركبات كيميائية خلوية أخرى) تتمثل أو تتراكم فى الأوعية ثم تنتقل عند تمام الإنقسام الميتوزى إلى الصفيحة الخلوية أو إلى سطح الخلية أو تندمج بالغشاء البلازمى وترسب مواد الجدار الخلوى على السطح البينى بين الغشاء البلازمى والجدار الخلوى . وعلى ذلك كل من اجسام جولجى والشبكة الإندوبلازمية تلعبان دوراً هاماً فى تكوين الجدار الخلوى .

الميتوكندريا[1] Mitochondria (مفردها mitochondrion)

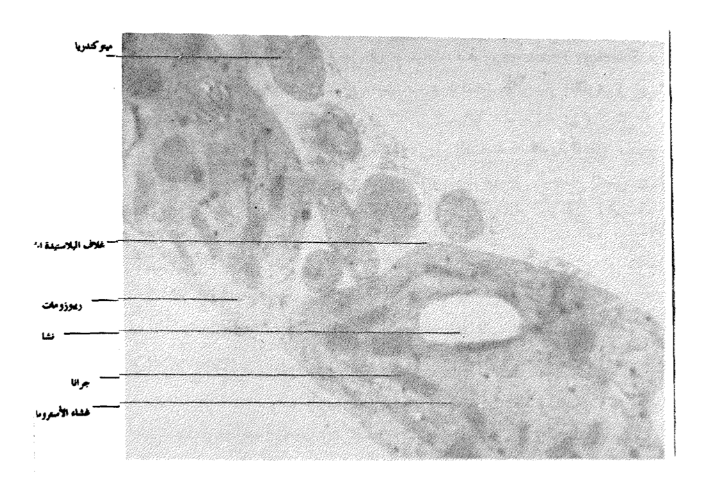
الميتوكندريا من أكثر العضيات الخلوية التى أجريت عليها دراسات مكثفة هى والنواة والبلاستيدات الخضراء ، وسوف يقتصر حديثنا هنا على تركيب الميتوكندريا أكثر من وظيفتها التى سنتناولها فيما بعد فى الفصل السادس عشر الذى يتناول التنفس respiration .

والميتوكندريا أجسام متعددة الأشكال والصور pleomorphic (many-formed) (أنظر شكل ١ — ١١) محاطة بوحدتين غشائيتين ، هذان الغشاءان يضمان بداخلهما الحشوة الداخلية inner matrix ، وأبعادها حوالى من ٥, إلى ١ ميكرون عرضاً ومن ٣ إلى ٨ ميكرون طولاً . وتبرز العديد من الزوائد (الثنايات أو الطيات) من الغشاء الداخلى بعمق فى الحشوة ، وبعض هذه الزوائد من الإستطالة بمكان بحيث أنها تعبر كاملة الجسم الداخلى للميتوكندريا ، وكما لاحظ العلماء فى المعمل عندما يُشَرحُون الميتوكندريا المتفرقة ، فتظهر تلك الزوائد كما لو كانت متصلة بالغشاء الداخلى المتقابل ، وتُسمى تلك الزوائد البارزة للغشاء الداخلى مجتمعة بالكريستا (أى الأزرع البارزة) "cristae" .

وقد أوضح تحليل مكونات الميتوكندريا وجود الفسفوليبيدات والحمضين النوويين DNA ، أو RNA ، وإنزيمات دورة كربس ، ومركبات مختلفة من نواتج التفاعلات الإنزيمية والسيتوكرومات ، ومكونات أخرى لنظام نقل الإلكترون . وفى الحقيقة فقد

---

(١) نظراً لشيوع هذه الكلمة عربيا فإننا سوف نكتبها ميتوكندريا « للجمع » أما للمفرد فإننا سوف نكتبها ميتوكندرية .



شكل ١ - ١١ : صورة إلكترونية دقيقة للميتوكندريا من نبات (Festuca arundinacea) لاحظ ست ميتوكوندرية (مستديرة إلى بيضية الشكل) بين بلاستيديتين خضرائيتين . تظهر الكريستا cristae كمناطق واضحة داخل الميتوكندريا .

مهداة من :

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

حُسِبت أن هناك على الأقل ٢٠٠٠ مجموعة كاملة من إنزيمات دورة كربس لكل ميتوكندرية واحدة .

تختص الميتوكندريا بإنتاج الطاقة المستخدمة فى الخلية ، ولذلك فعندما تكون الخلية نشطة فإن الميتوكندريا تكون كثيفة ، ومثال ذلك فإن الخلايا المرستيمية تسود فيها الميتوكندريا . ما الذى يعنى أن الميتوكندريا تمد الخلايا بالطاقة اللازمة ؟ عندما تتحلل الدهون والكربوهيدرات فى السيتوبلازم فإن المنتجات الناتجة تتأكسد مع تحرر ثانى أكسيد الكربون ، والماء والطاقة ، ففى الميتوكندريا تختزن الطاقة المنفردة فى صورة روابط فسفاتية غنية بالطاقة . وأكثر المركبات أهمية فى هذا الشأن يكون الأدينوزين ثلاثى الفسفات adenosine triphosphate (ATP) « أنظر الفصل السادس عشر » ، والميزة

من تخزين الطاقة فى هذا المركب ترجع إلى إمكانية انفرادها واستهلاكها بسهولة لكى تدخل فى تفاعلات الخلية المستهلكة للطاقة . هذا وسوف نشرح فى فصل آخر بالتفصيل تمثيل الـ ATP فى كل من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء والسيتوبلازم .

وبسبب التركيب التنظيمى المعقد الموجود فى الميتوكندريا وبسبب تشابه التنظيم فى الميتوكندريا للعديد من الأنواع ، فإننا نستطيع أن نجزم تقارب العلاقة بين الصورة والوظيفة ، على سبيل المثال فإن الفسفرة التأكسدية تتناقص عند فقد الترابط بين التركيب الغشائى المزدوج . وتفاعلات دورة كربس والتى تحدث فى الميتوكندريا تعتمد على التركيب الغشائى المزدوج (41) ، وعلى الرغم من أن الإنزيمات التى تدخل فى هذه التفاعلات يمكن استخلاصها من الحشوة الذائبة ، كما أنه لا بد أن نذكر أن قطع من الميتوكندريا تستطيع أن تقوم ببعض وليس بكل الأكسدة لدورة كربس (15, 16) وكما سنرى فيما بعد فى الفصل السادس عشر فإن الغشاء الداخلى ربما يكون ذا تركيب من طراز خاص لدرجة أنه هام لإنتاج الـ ATP من خلال بما يعرف بالفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation .

كل من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء يحيطهما غشاء مزدوج وكل منهما ينتج الـ ATP وكلاهما أيضا تحتوى على DNA ، و RNA غير المعقدين والذى فيه الـ RNA فى العادة من النوع 70S الريبوزومى المغاير فى الأحماض النووية عن تلك الموجودة فى أنوية الخلايا والتى تسكن فيها . فعلى سبيل المثال فإن DNA الميتوكندريا المعزول من فاصوليا منج (Mung beans) ، واللفت ، والبطاطا والبصل يختلف عن DNA النووى المعزول من نفس النبات (32) . وفى الحقيقة فإن كل من الميتوكندريا والبلاستيدات الخضراء لها القدرة على الانقسام وتنمو إلى حد ما دون الاعتماد على النواة . وبالتأكيد فإن الأحماض النووية لها أهمية جوهرية فى تخزين ونقل المعلومات فى تمثيل البروتينات ، تلك الوظائف اللازمة لوجود تلك الأحماض النووية فى الأجسام المنقسمة ذاتياً . وبدون أدنى شك فإن كلا من البلاستيدات الخضراء والميتوكندريا لا تستطيع أن تنمو أو تعيش حية بدون الاعتماد على أنوية الخلايا .

البلاستيدات Plastids

البلاستيدات هى أغشية من العضيات الخلوية المميزة للنباتات ، وهى عامة مستديرة أو بيضية ، أو أجسام قرصية الشكل قطرها من ٤ إلى ٦ ميكرون ويمكن مشاهدتها تحت

الميكروسكوب الضوئى . وعلى سطحها غشاء مزدوج يُسمى بالغلاف envelope . تحتوى البلاستيدات من الداخل على نظام غشائى وحشوة . تنقسم البلاستيدات إلى : البلاستيدات الأولية Proplastids[1] والبلاستيدات عديمة اللون Leucoplasts[1] ، والبلاستيدات النشوية Amyloplasts[1] والبلاستيدات الخضراء Chloroplasts[1] ، أو البلاستيدات الملونة Chromoplasts[1] . والبلاستيدات الأولية تنمو وتكون البلاستيدات أما البلاستيدات عديمة اللون فهى بلاستيدات خالية من الصبغة ، أى لا يوجد بها الكلوروفيل والكاروتينات وتوجد فى خلايا أعضاء معينة فى النبات ، وعندما تلعب البلاستيدات دوراً رئيسياً فى تمثيل النشا ، كما هو الحال فى خلايا درنات البطاطس وأندوسبرم حبوب الذرة فهى تسمى البلاستيدات النشوية amyloplasts ، أما البلاستيدات عديمة اللون leucoplasts التى تنتج البروتينات ، والزيوت ، ومواد أخرى يمكنها أن تتطور وتصبح بلاستيدات خضراء عند تعرضها للضوء .

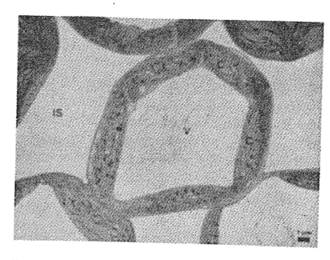
أما البلاستيدات الملونة chromoplast فهى تلك البلاستيدات التى تحتوى على الصبغات الكاروتينية Carotenoid فقط . ما زالت وظيفة تلك البلاستيدات مبهمة ولكنها مسئولة عن تلون أوراق الخريف والأزهار والثمار ، وأثناء نضج الثمرة أو قشرة الثمرة fruit peel على سبيل المثال فإن كلوروفيل البلاستيدات الخضراء يفقد بينما تتراكم الكاروتينات لتكوين البلاستيدات الملونة ، والمثل المألوف لهذا التحول من البلاستيدات الخضراء إلى البلاستيدات الملونة هو ما يحدث أثناء نمو الثمار اللبية (عُنَبات berries) للطماطم .

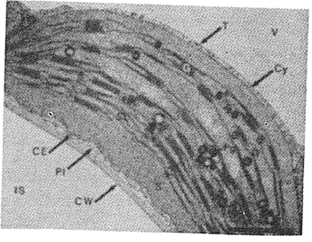
والبلاستيدات الخضراء ربما تكون أكثر العضيات الخلوية أهمية نظراً لأنها تعضد الحياة كلها وذلك لوظيفتها فى تجميع الطاقة الضوئية وتحولها إلى طاقة كيماوية (التمثيل الضوئى photosynthesis) . هذا وسوف نشرح بالتفصيل البلاستيدات الخضراء فيما بعد فى التمثيل الضوئى ولكننا سوف نتناول بإختصار بعض الإصطلاحات التى تُطلق على تراكيبها (شكل ١ - ١٢) تحاط البلاستيدات الخضراء بغشاء مزدوج double membrane يُطلق عليه الغلاف envelope ، مع تراكيب غشائية وأخرى غير غشائية فى المساحة الداخلية أو « الأستروما » (أى المكون الأساسى غير المتكشف) «stroma» . ففى البلاستيدات الخضراء توجد تراكيب غشائية متقنة ومنظمة لدرجة أنها قد تبدو

---

(١) جميعها أسماء ذات مقطعين plasto = plast - أى الصورة أو التشكل Formed أما كلمة pro أى قبل - Leuco الأبيض الناصع - amylo نشا - chloro الأخضر الضوئى - chromo ملون .

بسيطة كيسية مفلطحة تُسمى « أغشية الأستروما » «stroma lamellae» (أو أغشية الحشوة) . كما توجد أغشية أخرى أكثر تركيزاً فى أماكن من البلاستيدات الخضراء وتكون كومات stacks لها الشكل القرصى disklike ، وهى أكياس مفلطحة flattened تُسمى « الثيلاكويدات » «thylakoids» . الجرانات (Grana الحبيبات ومفردها حبيبة granum) ما هى إلا تجمع من خمس إلى خمسين من الثيلاكويدات وتظهر « ككومات » «stacks» البقلاوة المصغرة جداً « «miniature pancakes» وثيلاكويدات الجرانات grana thylakoids فى العادة متصلة بأغشية الحشوة .





شكل ١ - ١٢ : صورة إلكترونية دقيقة لخلايا النسيج الوسطى (mesophyll ميزوفيل) (العلوية تكبيرها × ٢٩٠٠) وبلاستيدة خضراء فى خلية النسيج الوسطى ، الصورة السفلية تكبيرها × ١٤٥٠٠) من أوراق البرسيم الحجازى (Medicago sativa) لاحظ : (C) بلاستيدة خضراء (IS) مسافة بينية (V) فجوة (CW) جدار خلوى (CE) غلاف البلاستيدة الخضراء (Cy) سيتوبلازم (G) جرانة (M) ميتوكوندريا (Pl) الغشاء البلازمى (Pg) الجليبولين البلاستيدى (S) الحشوة ، الأستروما ، (SL) غشاء الحشوة (T) الغشاء البلازمى الداخلى ، غشاء الفجوة ».

مهداة من : R. Rufner Massachusetts Agricultural Experiment Station University of Massachusettus.

وكما هو الحال فى الميتوكوندريا فإن البلاستيدات الخضراء (والبلاستيدات بصفة عامة) تحتوى على RNA,DNA والأخير غالباً ما يظهر مثل «S 70» للدقائق الريبوزومية . وبالتالى كما نتوقع فإن البلاستيدات ربما تنشأ من إنقسام بلاستيدات قائمة فعلاً أو فى بعض الأحيان من جسيمات صغيرة تُعرف بالبلاستيدات « الأولية «proplastids» (أى منشئات البلاستيدات) .

الريبوزومات Ribosomes

توجد الريبوزومات إما بمصاحبة الشبكة الإندوبلازمية أو حرة فى السيتوبلازم أو فى الميتوكندريا' والبلاستيدات كجزيئات تحت ميكروسكوبية كروية (أنظر شكل ١ - ١١) . والريبوزومات المعزولة من بادرات البسلة يتراوح أقطارها ما بين ١, ٣, ميكرون وتحتوى على ٥٠ إلى ٦٠٪ حمض ريبونيكليك (RNA) وعلى حوالى ٤٠ إلى ٥٠٪ بروتين ، أى أن الريبوزومات ما هى إلا تجمع لعديد من جزيئات الـ RNA والبروتين .

عادة ما يميز علماء الكيمياء الحيوية الريبوزومات على أساس الترسيب لتحت الوحدات Subunit Sedimentation Constants والتى يرمز لها بالإختصار (S) . وفى الحقيقة فإنه تحت ظروف تجريبية معينة مثل إستخدام تحضيرات منخفضة من المغنسيوم فإن العلماء يمكنهم فصل الريبوزومات إلى تحت وحدات (على سبيل المثال 60S, 40S) ويُطلق على RNA الذى يوجد كمكون للريبوزومات بـ RNA الريبوزمى (rRNA) ، بينما RNA « الشفرى » «Coded» الموجود على سطح الريبوزوم والمشترك فى تمثيل الببتيدات « أو المترجم » «translation» فيطلق عليه RNA « الرسول » «messenger» (ويُكتب مختصراً mRNA) .

عندما تصاحب الريبوزومات الشبكة الاندوبلازمية فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الخشنة (roughER) . وعندما تخلوا تلك الشبكة من الريبوزومات فإن تلك الشبكة يُطلق عليها إسم الشبكة الإندوبلازمية الناعمة (Smooth ER) . توجد الريبوزومات عادة فى مجاميع عنقودية clustered أو تتلاحم على الشكل السبحى like beads عندما ترتبط بـ mRNA ، تلك المجاميع العنقودية أو « عديدات الريبوزومات » «polyribosomes» هى الأماكن النشطة فى تمثيل الببتيدات ، ونادراً إن لم يكن من المستحيل أن تقوم الريبوزومات بمفردها بتخليق البروتين فى الخلايا الحية .

الالتباس بين الريبوزومات والميكروزومات Ribosomes Versus Microsomes

قبل انتشار استخدام الميكروسكوب الإلكترونى تمكن علماء الكيمياء الحيوئة من عزل أجزاء خلوية ساعدت فى تمثيل الببتيدات فى تحضيرات غير خلوية (فى المعمل in vitro) . وقد أمكن عزل تلك الأجزاء باستخدام السرعات الهائلة للطرد المركزى « الطرد المركزى الفوق » وقد أطلق على تلك الأجزاء اسم « الميكروزومات » microsomes (أى الجسيمات الدقيقة) ، تلك النشطة فى تمثيل الببتيدات .

وفى الحقيقة تلك الجسيمات المسماة بالميكروزومات ما هى إلا خليط ممتزج من جزيئات مجردة غشائية مصاحبة للريبوزومات . تلك من الأمثلة الجيدة للتحريف التركيبى المتشوه «structural distortions» الذى يمكن أنّ ينتج من نمطية (روتينيّة) الأسلوب العملى فى مجال الكميوحيوية والفزيوحيوية ، ولهذا السبب فإن الباحثين يحتاجون دائماً أن يأخذوا فى الحسبان تلك التأثيرات على نباتاتهم التجريبية . وعلى الرغم من ذلك يمكننا إعتبار « الميكروزومات » أنها « إصطلاح » معملى فى الدراسات الكميوحيوية فى تمثيل البروتينات ، وليست من العضيات الخلوية . ومن المفيد فى تلك التجارب العملية أن يُفهم ضمنياً أن الريبوزومات تشترك فى تمثيل البروتين .

الفجوات Vacuoles

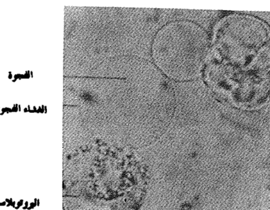
فى الخلايا الحديثة الغير ناضجة كتلك التى توجد فى المناطق المرستيمية ، فإن الخلية تمتلىء عامة بالسيتوبلازم الكثيف . توجد فى هذا السيتوبلازم عديد من الفجوات الصغيرة المبعثرة تلك التى تظهر تحت الفحص الميكروسكوبى كقطيرات صافية ، وبنضج الخلية وكبرها تتلاحم تلك الفجوات الصغيرة لتكون فجوة واحدة كبيرة تتوسط الخلية حيث تحتل فى الغالب ٩٠٪ من الحجم الكامل للخلية (أنظر أشكال ١ - ١٢ ، ١ - ١٣) . وعندما تتمركز الفجوة الكبيرة فى وسط الخلية فإن السيتوبلازم يندفع ملاصقاً لجدار الخلية ويشكل فقط طبقة رقيقة تحيط بالفجوة .

تُحاط الفجوة بغشاء فردى والذى يعرف « بالتونوبلاست tonoplast » (أى الغشاء الفجوى أو الداخلى) ، هذا الغشاء إختيارى النفاذية ولكنه يحيط بمحلول به العديد من المواد ، تلك المحتويات الفجوية يطلق عليها مجتمعة « بالعصير الخلوى » «cell sap» . ومن الوظائف الهامة للفجوة مايأتى : (١) إستمرارية « ضغط الامتلاء » "turgor pressure" الهام للتركيب الدعامى والتحكم فى تحرك الماء ، (٢) تخزين المواد الأساسية

اللازمة للنشاط الأيضى الخلوى ، (٣) تراكم كل من : المنتجات الأيضية الخلوية الثانوية ، والمركبات الدفاعية الخلوية ، والمواد السامة ، وعلى ذلك فإن العصير الخلوى يحتوى على تلك المواد كالسكريات والأحماض العضوية والأملاح المعدنية والغازات والصبغات (الأنثوثيانينات anthocyanins) والقلويدات alkaloids والدهون والزيوت والتانينات tannins وفى بعض الأحيان البلورات (على سبيل المثال أكسالات الكلسيوم) .

وفى العادة فإن العصارة الخلوية حامضية إلا أن pH تلك العصارة ربما يتراوح ما بين ١,٠ حتى ١١,٠ معتمداً على المكونات الموجودة به ، ولهذا السبب فإن العصير الخلوى معقد فى الدراسة السيتولوجية والكميوحيوية وذلك لأن المركبات الذائبة فى الفجوات وإنخفاض pH تتداخل مع التحليلات الإنزيمية والمنتجات المستخلصة .

والغشاء الفجوى غير المزدوج يلعب دوراً هاماً فى النشاط الكميو حيوى للخلايا النباتية . على سبيل المثال تراكم أيونات الهيدروجين وتخزين المركبات السامة ترجح وجود « مضخات » **pumps** ونظام غشائى حامل والذى يشترك فى عبور العديد من المواد المختلفة إلى الفجوة ولكنه ربما لا يسمح بالعبور العكسى من الفجوة إلى السيتوبلازم . وديناميكية نفاذية الغشاء الفجوى هذا من الوظائف الحيوية للخلية النباتية كلها . كما **يعرف عن الغشاء الفجوى أيضاً أنه يُطْبق على « يبتلع » الجزيئات وحتى العضيات مثل الميتوكندريا** بإبطال البينوسيتوزس pinocytosis عن طريق الهضم التالى بالإنزيمات الفجوية . والأنثوثيانين المجرد فى الفجوات المائى الذوبان يوجد لتلوين العديد من الأزهار



شكل ١ - ١٣ : صورة ضوئية توضح إنطلاق الفجوة بالانحدار التدريجى للأزموزية لبروتوبلاست الدخان .

عن : I.J. Mettler and R.T .Leonard 1979-Plant Physiol. 64:1114

والثمار والخضراوات وأيضاً هو المسئول عن تلون الأوراق فى الخريف . وبسبب تحوله فى اللون عند الـ pH المختلف فقد استخدم الأنثوثيانين كأول دليل للـ pH (الأس الأيدروجينى السالب) فى المستخلصات النباتية والحيوانية . وعلى ضوء ذلك فإن الفجوة تعتبر أكثر من كونها مكان مغمور dumping فى الخلية حتى أنها تشترك فى تكسير وإعادة تكوين المكونات الخلوية .

الأنيببات الدقيقة Microtubules

الأنيببات الدقيقة ما هى إلا تراكيب مستطيلة مجوفة لا غشائية قطرها يتراوح ما بين ١٠ إلى ٢٠ نانوميتر (nm) وهى تعتبر جزيئات كبيرة مكونة من البروتين والذى يُعرف بألفا بيتا تيبيولين α,β-tubulin « هذا الاسم للبروتين مشتق من اسم الأنيببات ويمكن تسميته عربياً « بالبروتين الأنيبيبى » . والأنيببات الدقيقة تتلاصق مع الكينيتوكروم Kinetochrome (السنترومير Centromere) للكروموزومات ، وتوجد مع الخيوط المغزلية spindle fibers خلال الانقسام الميتوزى ومشتركة فى انفصال وهجرة الكروموزومات المتماثلة إلى قطبى الخلية فى الطور النهائى ، كما تساعد فى تكوين الجدار الخلوى بتوجيه النظم السليولوزية للويفات إلى أماكن ترسيبها (أنظر شكل ١ — ٢) . وتعتبر الأنيببات الدقيقة تحت تراكيب Substructures للفلاجيلا flagella والسيليا Cilia (من الهدبيات) وفى الخلايا النباتية ذاتية الحركة كتلك لجاميطات نباتات اليابسة الدنيئة أو الطحالب .

الأجسام الدقيقة Microbodies

الجليوكسيزومات Glyoxysomes والبيروكسيزومات Peroxisomes والإسفيروزومات Spherosomes

تلك الأجسام « الجسيمات » ألا وهى الجليوكسيزومات والبيروكسيزومات والأسفيروزومات يطلق عليها الأجسام الدقيقة وهى تراكيب صغيرة (قطرها حوالى ١ إلى ٢ نانومتر) وهى أيضاً تراكيب مكثفة . يحيطها غشاء فردى وهى لا تشابه البلاستيدات الخضراء أو الميتوكندريا من حيث أنها لا يُشاهد بها أى تركيب غشائى داخلى . إلا أن تلك العضيات غالباً ما تحتوى على بروتينيات (Proteinaceous) داخلية كثيفة جدا . توجد الجليوكسيزومات بصفة مبدئية فى أنسجة البذور الحاملة للزيت ، حيث يتحول الدهن إلى الكربوهيدرات تلك العملية التى يصاحبها إنزيمات « دورة

الجليوكسيلات » "glyoxylate cycle" والإنزيمات المميزة لهذه الدورة هى :
isocitrate lyase, malate synthetase, aconitase, sitrate synthetase, glycolate oxidase, malate de hydrogenase and Catalase.
وجميع تلك الإنزيمات توجد فى الجليوكسيزومات (14) « الجليوكسيزومات اسم من مقطعين glyoxy وهى الأحرف الأولى من اسم الدورة glyoxylate أما الشق الثانى فهو somes هو يعنى « جسم body » – وإذا شئنا أن نعربها عربياً فيمكن أن نطلق عليها اسم « جسيمات دورة الجليوكسيلات » .

أما البيروكسيزومات فهى مشابهة مظهرياً للجليوكسيزومات و تلك الجسيمات تحتوى على عدد من نفس الإنزيمات . والبيروكسيزومات وظيفتها فى أيض الجليكولات glycolate المنتجة بواسطة البلاستيدات الخضراء خلال التمثيل الضوئى . وتبين الملاحظات أن البيروكسيزومات تصاحب عملية « التنفس الضوئى » "photorespiration" تلك العملية المميزة « لنباتات ك٣ ولا تميز نباتات ك٤[1] » . وأيضاً مواقع عملية التنفس الضوئى فى الخلايا النباتية ترتبط بالأماكن التى يوجد بها عدد مكثف من البيروكسيزومات (شكل ١ – ١٤) (إن شئنا أن نسمى تلك الجسيمات عربياً « بأجسام البيروكس ») .

الإسفيروزومات (أى الأجسام الكروية) ما هى إلا جسيمات صغيرة أو جزيئات تحتوى على إنزيمات والتى توجد فى سيتوبلازم الخلايا النباتية ، فبالإضافة لوجود إنزيم الهيدروليز hydrolase فإن تلك الجسيمات تحتوى على إنزيمات تحلل مائى أخرى مثل proteases (إنزيمات تحلل البروتينات) و ribonucleases (إنزيمات تحلل الأحماض النووية) و phosphatases (إنزيمات الفسفتة) و esterases (إنزيمات الأسترة) . ويظهر أن وظيفة تلك الجسيمات مبدئياً فى الخلية هو تخزين وإنتقال الليبيدات . والأسفيروزومات الخلايا النباتية قدتتشابه إلى حد ما مع الليزوزومات فى الخلايا الحيوانية ، وبالرغم من إحتوائها على عدد من الإنزيمات المتشابهة إلا أن إحتوائها الكلى من الإنزيمات مختلف بوضوح ، وكل من هذين الجسيمين يمكن تميزهما عن الآخر (شكل ١ – ١٥ يوضح الأسفيروزومات المعزولة من الفول السودانى) .

---

(١) سوف يتم شرح معنى نباتات ك٣ ونباتات ك٤ فيما بعد .



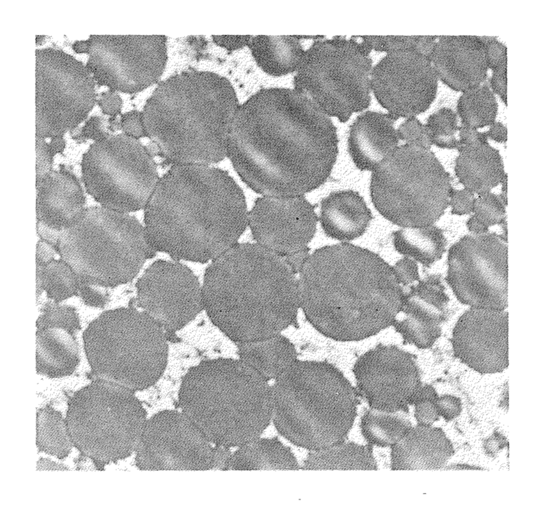
شكل ١ – ١٤ : صورة إلكترونية دقيقة للبيروكسيزومات (أجسام دقيقة) فى خلايا ورقة الدخان (Nicotiana tabacum) لاحظ النيوكليودات nucleoids (الغير معروفة الوظيفة) فى الأجسام الدقيقة . التكبير × ٢٦٠٠٠ . أخذت تلك الصورة الدقيقة بواسطة :

S.E. Frederick. Courtesy of E.H. Newcomb, University of Wiscon: i.

النواة Nucleus

لقد جذبت النواة إهتمام وفضول آلاف من الباحثين منذ إكتشاف روبرت براون (Robert Brown) لها عام ١٨٣٥ . وكان إهتمام هذا الكم الهائل من الباحثين ينصب على حقيقة دورها المؤثر المتحكم فى التوريث والنشاط الخلوى ، فالنواة تتحكم أو تدير تمثيل جميع البروتينات التى تتضمن الإنزيمات التى تساعد على معظم إن لم يكن جميع التفاعلات الأيضية فى الخلية .

والنواة فى الخلية غير الناضجة عبارة عن جسم كروى مطمورة فى سيتوبلازم



شكل ١ – ١٥ : صورة إلكترونية دقيقة للإسفيروزومات المعزولة من الفول السودانى . عن :
L.Y. Yatsu and T.J. Jacks. 1972. Plant Physiol. 49:937-943. Print Courtesy of the Southern Regional Research Center, USDA.

الخلية . وفى الخلية النباتية الناضجة تسكن النواة بصفة عامة إحدى جوانب الخلية حيث تدفع إلى جوار الجدار الخلوى بتأثير التكوين الفجوى . وقطر النواة بصفة عامة حوالى ٥ إلى ١٠ ميكرون وتظهر كما لو كانت مفلطحة قليلاً تحت هذه الظروف .

وتحاط النواة بغشاء مزدوج يعرف « **بالغلاف النووى** » "nuclear envelope" والدراسات بالميكروسكوب الإلكترونى قد أوضحت صورتين هامتين جدا فى تركيب الغلاف النووى حيث أن هذا الغلاف مستمر مع الشبكة الإندوبلازمية كما أن الغلاف النووى يحتوى على مسام (ثقوب) pores فى تركيبه (شكل ١ – ١٦) . ويظهر إتصال مباشر بين السيتوبلازم والعصير النووى (البلازم النووى nucleoplasm) .

والعصير النووى يتكون من طورين أحدهما تركيبى والآخر لا تركيبى . والطور التركيبى **شبكى الشكل من خيوط تُسمى « بالكروماتين » "Chromatin" « أى** المركب الملون أو الصبغى » والذى يتكون من DNA والبروتينات . هذا الطور من البلازم النووى يظهر إما على شكل شبكى أو على شكل كروموزومات Chromosomes[١] محددة . ويعتمد ذلك على كون الخلية فى حالة إنقسام من عدمه . والطور غير التركيبى للبلازم النووى يظهر كمواد حبيبية وعادة ما يُطلق عليه « **العصير النووى** » "nuclear sap" . توجد كميات جوهرية أساسية من DNA و RNA والليبيدات والفسفوليبيدات **وبروتينات معينة من الهستونات Hestones[٢] فى الأنوية nuclei بالإضافة إلى العديد من** الإنزيمات المحللة hydrolytic مثل الـ **Ribonuclease** ، و **Dipeptidase** و **Phosphatase** .

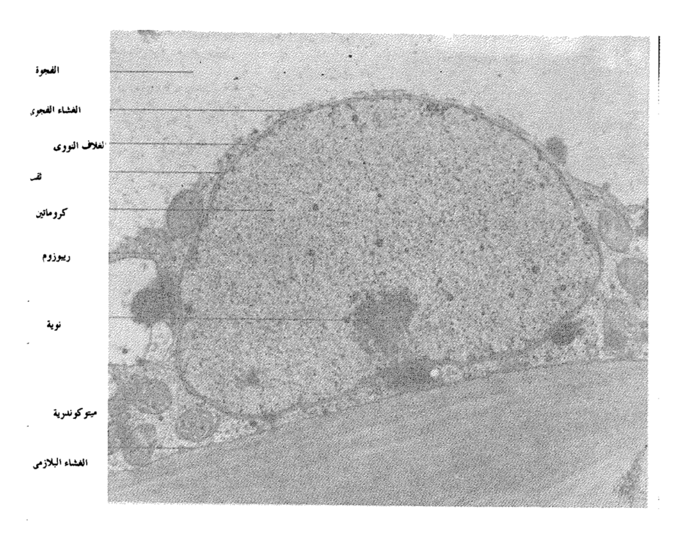
فى الطور التمهيدى لانقسام الخلايا تحتوى النواة على واحداً أو أكثر من النويات nucleoli (مفردها nucleolus أى نوية) ، وهذا العدد يتوقف على النوع النباتى . على سبيل المثال فإن نواة خلية البصل تحتوى بصفة عامة على أربع أنوية . تلك النويات تصبح واضحة فى الطور النهائى للإنقسام الميتوزى كنتيجة لنشاط « **التنظيم الخلوى** » "nucleolar organization" . والنويات توجد فى الأنوية غير المنقسمة ولكنها تختفى خلال الانقسام الميتوزى .

والتحليل الكيميائى للنواة يوضح أنها تحتوى بصفة أساسية على تحت وحدات من **RNA الريبوزومى (rRNA) والبروتينات والـ RNA النووى من أصل كروماتينى (8) وفى الحقيقة فإن المنطقة من DNA المحتوية على تتابع المعلومات الجينية لتمثيل rRNA ما هى إلا تنظيم نووى . ومن المفيد أن نعلم أيضاً أن تمثيل RNA النووى يذهب أولاً إلى الريبوزومات . ولم تتجمع بعد تلك المعلومات الكافية عن غشاء النوية إلا أنه يلاحظ به** مناطق كثيفة ومناطق ليفية .

---

(١) كلمة من شقين تعنى الأجسام الملونة أو الصبغة وقد تعرف عربياً باسم الصبغيات

(٢) الهستونات عبارة عن بروتينات بسيطة تذوب فى الماء وقد ترتبط مع الأحماض النووية



شكل ١ – ١٦ : صورة إلكترونية دقيقة للنواة من قشرة ثمار الكلاموندين . Calamondin

مهداة من : K.B.Evensen, The Pennsylvania State University.

أسـئلة :

١ - ١ ما هو الفرق الخلوى الواضح بين الكائنات أولية الخلية prokaryotic والكائنات راقية الخلية eukaryotic ؟

١ - ٢ عَدِّد أجزاء الخلية النباتية النمطية "typical" . إبتداء من السطح الخارجى لها ، ثم أذكر بعض أنواع الخلايا النباتية التى لا تتضمن واحداً أو أكثر من مظاهر تلك الخلية النمطية .

١ - ٣ عدد بعض الوظائف المحتملة والمعروفة للمكونات الخلوية التى أشرت إليها فى إجابتك للسؤالين ١ - ٢ .

١ - ٤ أذكر أسماء المركبات الكيميائية التى يمكن أن تدخل فى تكوين جدار الخلية .

١ - ٥ ما هى أهمية بكتات الكلسيوم والمغنسيوم فى النباتات العديدة الخلايا ؟

١ - ٦ إشرح كيف يتكون كل من الصفيحة الوسطى والجدار الخلوى وما هى الخواص الوظيفية لكل منها ؟

١ - ٧ إشرح التغيرات التركيبية للجدار الابتدائى التى لها دور أساسى فى إستطالة الخلية .

١ - ٨ أذكر التراكيب المرتبطة بعملية الإنتقال بين الخلايا الحية النباتية ، من أى المواد تتكون كل من هذه التراكيب . وأى وجه يمكن أن ننظر إلى الخلية لكى نلاحظها ؟

١ - ٩ إشرح الأحداث التى تشمل تكوين الجدار الثانوى وما هى الوظائف الهامة لهذا الجدار ؟

١ - ١٠ ما هو النموذج « الموديل » الأكثر قبولاً اليوم لشرح التركيب الغشائى ؟ وما هى نسبة العضيات فى الخلية النباتية « النمطية » التى تعتقد أنها تحتوى على الأغشية ؟

١ - ١١ يقال أن الأغشية مهمة فيما يختص بتنظيم تقسيم الخلية إلى حجرات . ما الذى تعتقده من هذا الإصطلاح وما هى أهمية ذلك وظيفياً للخلايا النباتية ؟

١ - ١٢ إشرح الإصطلاحات التالية : الشبكة الإندوبلازمية الخشنة والناعمة ، السسترنا cisterna ، الحويصلة vesicle ، الكريستا crista ، صفائح الإستروما ، الجرانة granum ، الثيلاكويد ، البلاستيدات الأولية ، الريبوزومات العديدة ، الغشاء البلازمى الفجوى ، الغلاف النووى ، الكروماتين ، الكروموزوم ؟

١ - ١٣ أذكر الأنواع المختلفة للبلاستيدات التى من المحتمل وجودها فى الخلية النباتية ثم أذكر وظائف كل منها .

١ - ١٤ إشرح لماذا توجد صعوبات أمام الأبحاث الكميوحيوية بسبب وجود الفجوات ؟

١ - ١٥ ما هو التركيب وما هى الصورة الكميائية التى توجد فى الأجسام الدقيقة فى الخلايا النباتية بصفة عامة ؟ وكيف هم يختلفون ؟

١ - ١٦ يرجح من الصور السيتولوجية للخلايا النباتية خاصة تلك التى تحدث فى السيتوبلازم وعلى السطوح الخلوية أن لها تأثير ومن المرجح أنها تنظم النشاط النووى . ماهى تلك الصور ؟ ماهى بعض تلك الأنشطة للسيتوبلازم والتى يمكن أن تخدم فى تنظيم النشاط النووى ؟

١ - ١٧ بعد قراءة (ملحق أ) إشرح الاصطلاحين « المحبة لوسط الإنتشار » ''lyophilic'' والكارهة لوسط الإنتشار lyophobic . كيف تختلف الغرويات عن كل من المحاليل والمعلقات ؟

١ - ١٨ ماهى بعض الخواص الغروية ؟ وماهو دورها الذى تلعبه فى الخلايا الحية ؟

١ - ١٩ ماهى المكونات الرئيسية للخلايا النباتية التى تدخل فى تكوين غروى البروتوبلازم ؟ وكيف يترسب هذا الغروى ؟

قراءات مقترحة

Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80–95.

Beevers, H. 1979. Microbodies in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:159–193.

Esau, K. 1977. *The Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. New York: Wiley.

Galun, E. 1981. Plant prc .oplasts as physiological tools. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:237–266.

Gunning, B.E.S., and A.R. Hardham. 1982. Microtubules. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:651–698.

Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205–233.

Kirk, I., and B.E. Juniper. 1965. The ultrastructure of the chromoplasts of different color varieties of *Capsicum*. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.

Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1970. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*. New York: Springer-Verlag.

Lott, J.N.A., with J.T. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants*. St. Louis, Mo.: Mosby.

McGilvery, R.W. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.

Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.

Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113–129.

Preston, R.D. 1979. Polysaccharide conformation and cell wall function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:55–78.

Swanson, C.P., and P.L. Webster. 1977. *The Cell*, 4th ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

Thompson, W.W., and J.M. Whatley. 1980. Development of Nongreen Plastids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:375–394.

الفصل الثانى

الانتشار والإزموزية والتشرب

Diffusion, Osmosis, and Imbibition

الرى بالرش الرأسى الدائم لحدائق موالح فلوريدا .
مهداة من
USDA—Soil Conservation Service.



العمليات التى سنتناولها الآن من العمليات الهامة للمحافظة على حياة النبات – أى على تكاثره وبقائه . فى الحقيقة فإن إنتشار الغازات والماء والمغذيات بين النبات وبين الجو الخارجى المحيط به وبين الخلايا كل ذلك له تأثير جوهرى على جميع العمليات الكيموحيوية فى النبات التى تتحكم فى مدى مقدار ودرجة الانتشار تلك التحولات فى الطاقة والتى تخضع لقوانين ديناميكية الحرارة ، هذا العلم الذى يتناول تحولات الطاقة فى العمليات الكميائية والفيزيقية . وفى هذا الفصل سنتناول الاحتياجات للطاقة وتحولاتها تلك الأسس الجوهرية الهامة لقواعد عملية الانتشار فى الكائنات الحية .

القوانين الثلاثة للديناميكية الحرارية Three Laws of the Thermodynamics

ينص القانون الأول إلى أن الطاقة يمكنها أن تتحول من صورة إلى أخرى كما ينص هذا القانون أيضاً على أن القيام بالشغل يتم بواسطة الكمية المتاحة من الطاقة ولكنه لا يمدنا بأى معلومات عن عملية الشغل نفسها . أما القانون الثانى للديناميكية الحرارية فيشير إلى أن الحرارة لا تتحول إلى شغل بدون ترك تحول يخل ببعض أجزاء النظام ، وبالاستعانة بالقانون الثانى هذا يمكننا التنبؤ بإمكانية حدوث العمل تلقائياً أى دون أن يمد بطاقة من مصدر خارجى . عند هذه النقطة لا بد أن ننوه إلى أهمية الديناميكية الحرارية فيما يختص بالعمليات الحيوية اللازمة لحياة النبات ، وعموماً لن نتعمق فى شرح هذه القوانين رياضياً فى هذا الكتاب .

يمكننا ببساطة تحديد والتنبؤ بإمكانية حدوث عمليات معينة تلقائياً ، على سبيل المثال تفكك زنبرك الساعة الملفوف ، وانسياب المياه إلى أسفل ، وتمدد الغازات فى الحجم ، وذوبان السكر فى الماء ، كل هذه العمليات تتم تلقائياً . ومن أمثلة تلك العمليات التى تتم تلقائياً فى النبات دون أن تُلاحظ بالعين المجردة ، حركة الماء من خلية إلى أخرى وإنتقال الماء إلى أعلى النبات ضد الجاذبية الأرضية . عموماً فإن فهم القانون الثانى من قوانين الديناميكية الحرارية يساعدنا كثيراً فى دراسة طبيعة حدوث أى عملية وعلى الأخص التنبؤ بجهد حدوث العملية .

يوضح القانون الثانى أن العمليات التلقائية تحتاج فى البداية إلى مستوى إبتدائى من الطاقة مرتفع نسبياً عنه فى مراحلها النهائية . ولتوضيح ذلك ببساطة يمكننا القول بأن التفاعلات التلقائية تتم من خلال تدرج فى الطاقة . وكذلك يمكن لتلك التفاعلات القيام بشغل بواسطة الطاقة المنفردة خلال حدوثها – ولا تتم هذه التفاعلات عكسياً إلا فى

حالة إمداد النظام بكميات من الطاقة خارجية . وكلما تقدم التفاعل التلقائى يحدث نقص فى قدرة إحداث العمل والتحول يزداد فى إتجاه عشوائية النظام أى الحالة الغير منظمة ، أى أن الجزيئات أقل تنظيماً وجهد الطاقة يتناقص والعملية تسير ببطء أو تتوقف تماماً . ويمكننا تعريف هذه الزيادة فى عشوائية النظام بالإنتروبى entropy والذى يقصد به أيضاً الفقد فى سعة الجهد لإنجاز شغل ، وعندما يصل الإنتروبى إلى أعلى مستوى لعمل ما فإنه يقال أن العملية قد وصلت إلى حالة الاتزان .

يشير القانون الثالث من قوانين الديناميكية الحرارية إلى أن التغير المطلق فى الإنتروبى لمعظم المواد يساوى الصفر عند درجة الصفر المطلق (-١٨, ٢٧٣° م) . فى العمليات الفسيولوجية الخاصة بالنبات لا يُهتم بتقدير الإنتروبى والطاقة فى صورة قيم مطلقة . ولتقييم وفهم معظم العمليات الحيوية يعتمد العلماء على معرفة القيم النسبية للطاقة والإنتروبى فى بداية ونهاية التفاعلات الكميائية والفيزيقية . وفى هذا الخصوص يشير تعبير الطاقة الحرة Gibbs free energy (G) إلى كمية الطاقة المتاحة لإحداث عمل وهى كما نعتقد مشتقة من العلاقة بين العديد من العوامل - الإنتروبى (S) درجة الحرارة المطلقة absolute temperature (T) والطاقة الداخلية الكلية total internal energy (E) والضغط pressure (P) والحجم Volume (V) كما هو موضح فى المعادلة التالية :

$$G = E + PV - TS$$

حيث : E = الطاقة الداخلية (محصلة الطاقة الذاتية الإلكترونية والنووية والدورانية والتذبذبية والإنتقالية)

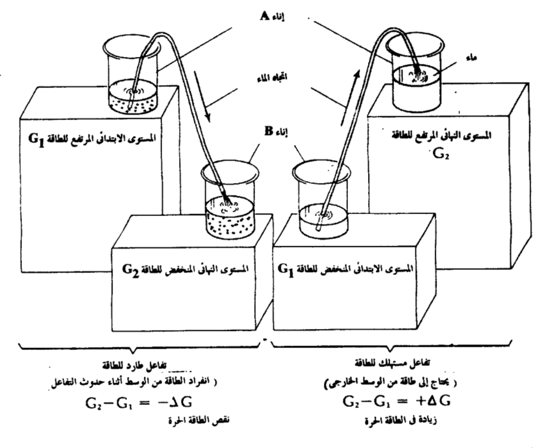
P = الضغط فى الجو أو البار (Pars) .

V = الحجم باللتر .

T = درجة الحرارة المطلقة (٢٧٣,١٨° + م°) .

S = الإنتروبى « أو التشتت » .

وبالرغم من أننا لا نستطيع حساب القيم المطلقة للطاقة الحرة ***Gibbs free energy*** والإنتروبى « التشتت » إلا أنه غالباً ما يتم دراسة أى تفاعل على أساس التغيرات النسبية فى الطاقة الحرة حيث ΔG تساوى الفرق بين الطاقة الحرة الداخلة والناتجة ($\Delta G = G_2 - G_1$) . ولتوضيح ذلك يمكن تتبع حركة إنسياب الماء إلى أسفل وإلى أعلى خلال « الممص » « السيفون » (شكل ٢ - ١) .



شكل ٢ - ١ : التغير فى الطاقة كمايعبر عنها فى إنسياب الماء من المستوى العالى والمنخفض فى الطاقة خلال السيفون Siphon « الممص »

شكل ٢ - ١ : التغير فى الطاقة كمايعبر عنها فى إنسياب الماء من المستوى العالى والمنخفض فى الطاقة خلال السيفون Siphon « الممص »

إنسياب الماء إلى أسفل خلال السيفون يعتبر عمل طارد للطاقة حيث أن قوة إنسياب الماء إلى أسفل يمكن الاستفادة بها فى إحداث شغل وبعبارة أخرى حدث إنتقال للطاقة من مستوى مرتفع للطاقة (G_1) إلى مستوى أقل من الطاقة (G_2) أى يحدث خلال تلك العملية فقد فى الطاقة الحرة . وعلى ذلك فإن إنسياب الماء إلى أسفل خلال هذا النظام يمكن أن يعبر عنه $G_2-G_1 = -\Delta G$ والعلامة - (السالبة) تعنى إنطلاق الطاقة الحرة « أى تفاعل طارد للطاقة » "exergonic reaction" خلال هذه العملية التلقائية « حركة الماء من الإناء العلوى A إلى الإناء السفلى B » .

وفى الحالة العكسية أى دفع الماء من الإناء السفلى B « أى G_1 الآن » إلى الوعاء العلوى (A) « أى G_2 الآن » فإن هذه العملية إذا أريد لها أن تتم فإنها تحتاج إلى طاقة أى أن ($G_2-G_1 = +\Delta G$) وتعبر الإشارة الموجبة (+) عن تلك الطاقة اللازمة لإتمام العملية [« أى تفاعل مستهلك للطاقة » "endergonic reaction"] وحيث لا تحدث

هذه العملية تلقائياً . وفى النظم الحيوية يُلاحظ حدوث ظاهرة إزدواج التفاعلات حيث يتم تفاعل مستهلك للطاقة بالاستفادة بالطاقة المنفردة من تفاعل طارد للطاقة ، أى تتم عمليات التخليق الحيوى لمركب على حساب تمثيل مركب آخر (راجع الأبواب الخاصة بعملية التمثيل الضوئى والتنفس) .

أنواع الطاقة Types of Energy

يمكن تقسيم الطاقة إلى طاقة إلكترونية electronic ونووية nuclear ودائرية محورية rotational وتذبذبية vibrational وانتقالية translational . ويمكن تحديد طاقة الإلكترون عن طريق معرفة حركته فى غلاف الطاقة الخاص به حول نواة ذرة ما . وتحدث إثارة إلكترون نتيجة لامتصاص الذرة للطاقة من مصدر خارجى مما يؤدى إما لانتقال الإلكترون من مستوى الطاقة الخاص به إلى مستوى طاقة أعلى مع حدوث تغير فى حركته المغزلية ، أو حدوث تغير فى حركة الإلكترون المغزلية دون إنتقاله إلى مستوى طاقة آخر ، وغالباً ما تنتقل الإلكترونات إلى مستوى طاقة أعلى ويصاحب ذلك تغير فى طاقتى الدوران والتذبذب .

وعلى الرغم من أن عملية إثارة الإلكترون لا تتم على درجات الحرارة المثلى لحياة الكائنات الحية ، إلا أنه يمكن ملاحظة ذلك أثناء عملية التمثيل الضوئى حيث إثارة للصبغات النباتية بواسطة الضوء ، حيث تُعتبر عملية إثارة الكلوروفيل أولى خطوات تحويل الطاقة الضوئية خلال سلسلة من التفاعلات إلى طاقة كميائية . وعموماً لا تعتبر عملية التمثيل الضوئى هى العملية الوحيدة التى يحدث بها هذا اللون من الطاقة بإثارة الصبغات ولكنها المثل الواضح فى هذا اللون من الطاقة . ومما هو جدير بالملاحظة أن الصبغات المثارة تعود مرة أخرى إلى حالة الثبات وذلك نتيجة عودة الإلكترونات إلى مستوى الطاقة الأصلية مع خروج كمية من الطاقة يُستفاد بها وكمية أخرى ربما تنطلق ولا يُستفاد بها وتخرج على صورة ضوء .

الطاقة النووية ، وهى تعتمد أساساً على حالة أنوية الذرات وهى قليلة الأهمية بالنسبة لدراسة التفاعلات الطبيعية والكميائية الخاصة بالنبات إلا فى مجالات معينة محددة عند استخدام النظائر المشعة فى تلك الدراسات . أما فيما يختص بالجزيئات العضوية فإن الطاقة الدورانية rotational energy (تحرك الذرات حول بعضها البعض) وطاقة التذبذب vibrational energy (حركة الذرات مقتربة أو مبتعدة عن بعضها البعض) هما

من الطاقات الهامة ومن مميزات الجزيئات التى تحتوى على اثنين أو أكثر من الذرات والتى تشمل تحرك الذرات فى الجزيئات وعلاقتها ببعضها البعض .

الطاقة الانتقالية الكينيتيكية « الوضعية » Translational Kinetic Energy

تعتمد عملية الانتشار فى النباتات أساساً على الطاقة الوضعية الانتقالية ، حيث أنها القوة المسئولة على تحرك الجزيئات فى إتجاه خط مستقيم سواء كانت جزيئات الغازات أو السوائل أو المحاليل .

عند درجة حرارة أعلى من درجة الصفر المطلق (O°K or — 273.18°C) توجد مكونات أى مادة فى حركة دائبة ، وذلك لإحتوائها على كمية معينة من الطاقة الذاتية الحركية ، وهذه الحركة عشوائية حيث تتحرك الجزيئات أو الذرات فى جميع الإتجاهات وفى حالات عديدة تتصادم مع بعهضا البعض . ولنأخذ مثالاً لذلك الهواء الذى نتنفسه وهو أساساً خليط من جزيئات النتروجين والأوكسجين وثانى أكسيد الكربون ، هذه الجزيئات فى حركة دائبة عشوائية وتتصادم مع بعضها البعض مما يؤدى إلى تجانس هذا الخليط من الجزيئات . وجزيئات النتروجين أكثر سيادة فى هذا المخلوط الغازى عن جزيئات الأوكسجين أما جزيئات ثانى أكسيد الكربون فهى نادرة جداً حيث لا تكون إلا ٠,٠٣٪ من هذا الخليط . وهذه الجزيئات تختلط ببعضها البعض فى صورة متجانسة فى الغلاف الجوى

وعند فتح زجاجة من العطر ، فإنه يلاحظ تبخر جزيئات العطر من سطح السائل وانتشارها فى الهواء المحيط وفى النهاية يحدث مخلوط متجانس من مكونات الهواء والعطر وجزيئات العطر يمكنها الإنتشار نتيجة إحتوائها أيضاً على طاقة حركية ذاتية . وعندما تتم عملية إنتشار جزيئات العطر واختلاطها بجزيئات الهواء الجوى فإن نظاماً ديناميكياً جديداً يتكون من الجزيئات المتحركة لكل من النتروجين والأوكسجين وثانى أكسيد الكربون والعطر ، ويُطلق على عملية توزيع جزيئات العطر فى الجو بعملية الانتشار . وتحدث عملية الانتشار تلقائياً فى النبات وهى مهمة لحركة المركبات العديدة داخل النبات ولذلك فسوف نتناولها من عدة وجوه .

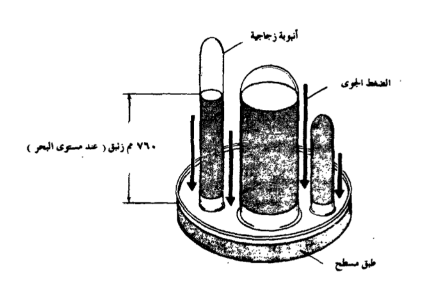
الانتشار Diffusion

قد عُرف الانتشار بواسطة دارسى علم النبات الأوائل على أنه صافى حركة المركب

من منطقة تحتوى على تركيز مرتفع من المركب إلى منطقة أخرى تحتوى على تركيز منخفض منه وذلك نتيجة الحركة العشوائية الانتقالية للجزيئات أو الأيونات أو الذرات بفعل الطاقة الحركية الذاتية التى تحتويها . وبالرغم من أن هذا التعريف كاف لإمدادنا بالمعلومات الأولية عن الانتشار إلا أنه قاصر فى التعبير عن القياس الحقيقى لاحتياجات عملية الانتشار من الطاقة . وسوف نتناول ضغط الغاز .

الضغط الغازى Gas Pressure

من أهم الطرق المستخدمة لإثبات وجود ضغط للغازات وفى نفس الوقت تقدير هذا الضغط هو جهاز الباروميتر barometer الذى يقيس الضغط الجوى . وتعتمد فكرته على أنه لو مُلئت أنبوبة بمعدن الزئبق ثم غُمس طرفها المفتوح فى حوض زجاجى مسطح يحتوى على الزئبق أيضاً فإنه يُلاحظ إنخفاض مستوى الزئبق فى الأنبوبة حتى يصل إلى ارتفاع معين (شكل ٢ – ٢) . عند مستوى سطح البحر فإن إرتفاع الزئبق فى الأنبوبة يصل إلى ٧٦٠ مم ، وبعبارة أخرى فإن وزن الغاز (الهواء) فوق سطح الزئبق فى الحوض شكل ٢ – ٢ تكفى لدفع الزئبق فى الأنبوبة إلى إرتفاع ٧٦٠ مم . ومتوسط ضغط الهواء عند مستوى سطح البحر يُعرف « بالضغط الجوى القياسى » "Standard atmospheric pressure" ويقدر بـ ٧٦٠ مم من الزئبق أو بواحد ضغط جوى .



شكل ٢ – ٢ : متوسط ارتفاع عمود الزئبق فى البارومتر ٧٦٠ مم عند مستوى البحر ويُلاحظ أن ارتفاع العمود لا يتوقف على قطر الأنبوبة الزجاجية . والأنبوبة التى تقع على اليمين قصيرة لدرجة لا تسمح بانخفاض سطح الزئبق .

ويمكن الإستدلال على وجود الضغط عن طريق نفخ بالونة بالهواء (يلاحظ أن الأوكسجين والنتروجين هما المكونان الأساسيان للهواء) مما يتبعه زيادة تركيز جزيئات مكونات الهواء وبالتالى زيادة الضغط على جدار البالونة مما يؤدى إلى إنتفاخها . والضغط الناشيء عن وجود غاز فى وعاء مغلق عبارة عن محصلة مجموع الضغوط الناشئة عن الاصطدام التلقائى العشوائى للعدد الكبير من الجزيئات بجدار الوعاء . وإذا أحدثنا زيادة فى تركيز الغاز فى الوعاء فهذا يعنى أن أعداد إضافية من جزيئات الغاز سوف تصطدم بجدار الوعاء فى وحدة الزمن وبالتالى تؤدى إلى زيادة الضغط بما يتبعه من تمدد لجدار الوعاء (البالونة) وذلك لمقابلة الزيادة فى الضغط ، وهذا مثال واضح للدلالة على الضغط الناشيء عن الغاز .

عند الضغط ودرجات الحرارة العادية يلاحظ أن جزيئات الغاز بعيدة نسبياً عن بعضها مما يؤدى إلى أن عدد مرات التصادم التى تتخلل عملية الانتشار تكون محدودة لدرجة ما . ولهذه الحقيقة أهمية خاصة وذلك إذا أخذنا فى الاعتبار المدى الذى يمكن أن ينضغط إليه الغاز . فالهواء الجوى الذى يملأ حيز الغرفة على سبيل المثال يمكن ضغطه بحيث يصل حجمه إلى ملء أنبوبة اختبار فقط ويستمر فى الحالة الغازية على الرغم من ذلك . وعموماً فإن عملية إنضغاط الغاز تؤدى إلى زيادة الطاقة الحرة لجزيئات الغاز وبالتالى زيادة فرص تصادمها ببعض وبجدار الوعاء وفى النهاية يزداد الضغط .

عند اندفاع الغاز المضغوط داخل الوعاء فجائياً يؤدى إلى عملية انتشاره سريعاً فى الوسط الخارجى ، والمرء الذى لا يعتقد فى أهمية الطاقة فى عملية الانتشار عليه فقط ملاحظة ماذا يحدث عندما يملأ بالونة بالهواء وترك الهواء لكى يندفع فجأة من البالونة . فقوة خروج جزيئات الهواء من البالونة يمكن وصفها على أنها ضغط الانتشار diffusion pressure . وعلى الرغم من أن هذا التعبير يعتبر ملائماً لوصف درجة نشاط « ضغط » الغاز أو السائل أو المذاب solute المنتشر ، إلا أن علماء فسيولوجيا النبات لا يستعملون هذا الاصطلاح بصورة شائعة .

الجهد الكيميائى Chemical Potential

من وجهة نظر الطاقة الحرة Gibbs free energy يمكننا القول أن انتشار الغاز الخارج من البالونة يعتمد على الفرق بين الطاقة الحرة للغاز داخل البالونة (G_1) والطاقة الحرة للغاز خارجها (G_2) . وبعبارة أخرى هذا التفاعل التلقائى ($G_2 - G_1 = -\Delta G$) يحدث من

خلال التدرج فى الطاقة (طاقة عالية تتدرج إلى طاقة منخفضة) . وعلى كل حال بدلاً من استخدام الطاقة الحرة يمكننا استخدام التعبير « الجهد الكيميائى » "chemical potential" ، هذا الجهد الكيميائى هو كمية الطاقة الحرة لكل واحد جرام وزن جزيئى للمادة وهى فى المثال السابق الغاز . ومعنى ذلك أننا نسبنا الطاقة الحرة إلى كمية معلومة من المادة .

من خلال مناقشتنا للطاقة يمكننا تعريف الانتشار بأنه عبارة عن محصلة حركة أى مادة من وسط يحتوى على جهد كيميائى عالى إلى وسط آخر ذى جهد كيميائى أقل وهذا يرجع إلى العشوائية random والطاقة الحركية الذاتية الوضعية للجزيئات والأيونات والذرات . واتجاه الانتشار لمادة ما يتحدد كلية تبعاً للاختلاف فى الجهد الكيميائى لتلك المادة وهو مستقل عن انتشار المواد الأخرى .

ولتوضيح هذه النقطة فسوف نستخدم مرة أخرى مثال البالونة فلو فرضنا أننا ملأنا البالونة بغاز النتروجين لنتج عن ذلك زيادة الجهد الكيميائى لجزيئات النتروجين المحبوس داخل الجدار المطاط للبالونة والذى لا يسمح نسبيا للنتروجين بالنفاذ من خلاله . فإذا فرضنا أن ثانى أكسيد الكربون يمكنه النفاذ خلال مسام الغشاء المطاط للبالونة وأننا وضعنا البالونة الممتلئة بالنتروجين فى الهواء الجوى فإن ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى سوف ينتشر وينفذ خلال مسام جدار البالونة وسوف يستمر ذلك حتى الوصول إلى حالة اتزان بين تركيز ثـانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى وداخل البالونة . ويمكن تفسير انتشار ثانى أكسيد الكربون إلى داخل البالونة على أساس أن جهده الكيميائى فى الهواء الجوى مرتفع بالنسبة لجهده الكميائى داخل البالونة (جهد CO_2 داخل البالونة يساوى صفر) . ويلاحظ أن انتشار CO_2 إلى داخل البالونة يتم على الرغم من أن الجهد الكيميائى للنتروجين المحبوس داخل البالونة مرتفع بالمقارنة بالجهد الكيميائى لثانى أكسيد الكربون الموجود فى الهواء الجوى .

وظاهرة استقلالية انتشار كل مادة على حدة وعدم تأثرها بانتشار المواد الأخرى لها أهميتها الكبيرة بالنسبة للنبات وسيتم توضيح ذلك فى الأبواب التالية من هذا الكتاب . وبناء على ما سبق ذكره من أن الانتشار يعتمد أساساً على تدرج انحدار الجهد الكميائى (الطاقة) يمكننا تصور أنه يحدث أثناء أى تفاعل تغير تدريجى فى درجة ميل أو انحدار الطاقة حتى تصل إلى أقل ما يمكن « يزداد التشتت – أى الإنتروبى » كلما تقدمت هذه العملية (أنظر شكل ٢ – ١) وفى النهاية يتوقف الانتشار كليةً نتيجة عدم وجود فرق

فى الجهد ويقال إن الانتشار وصل إلى حالة الاتزان ($\Delta G = G_2 - G_1 = 0$) . يجب ملاحظة أن أى عامل يؤثر على التدرج فى الجهد الكيميائى سوف يؤثر بالتالى على عملية الانتشار .

العوامل المؤثرة على معدل انتشار الغازات

Factors Affecting Rate of Diffusion of Gases

درجة الحرارة : يزداد معدل انتشار الغازات بزيادة درجات الحرارة ، حيث تؤدى أى زيادة فى درجة الحرارة إلى زيادة الطاقة الحركية (الجهد الكميائى) لجزيئات الغاز . وبمعنى آخر أى زيادة فى درجة الحرارة يصاحبها زيادة فى سرعة حركة جزيئات الغاز .

ويُقاس تأثير درجة الحرارة على التفاعلات الفيزيائية أو الكميائية بواسطة ما يسمى **بعامل الحرارة** temperature coefficient or Q_{10} ، ويقصد بعامل الحرارة (Q_{10}) على أنه النسبة بين معدل سرعة التفاعل على درجة حرارة معينة ومعدل سرعة ذلك التفاعل على درجة حرارة أقل من السابقة بعشر درجات ($V_T/V_T - 10°C$) . والمعادلة التالية تُستخدم فى حساب قيمة Q_{10} بالنسبة للتفاعلات الحيوية .

$$\log Q_{10} = \left(\frac{10}{T_2 - T_1}\right) \log \frac{K_2}{K_1}$$

T_2 = درجة الحرارة المرتفعة .

T_1 = درجة الحرارة المنخفضة .

K_2 = معدل التفاعل عند درجة الحرارة المرتفعة .

K_1 = معدل التفاعل عند درجة الحرارة المنخفضة .

وترجع أهمية حساب قيمة Q_{10} فى أنها أحياناً تعطينا فكرة عن نوع التفاعل هل هو تفاعل فيزيائى خالص أم كميائى صرف . فعلى سبيل المثال عندما تكون Q_{10} أعلى قليلاً من الواحد فهذا يعنى أن التفاعل من النوع الفيزيائى مثل عملية الانتشار والتفاعلات الكميائية الضوئية وهى التى تعتمد على الطاقة الضوئية ودرجات الحرارة المتوسطة . فأى زيادة فى درجة الحرارة لا يمد بالطاقة الكافية التى تُحدث إزاحة للإلكترونات (electronic displacement) بالدرجة المطلوبة لحدوث التفاعل : قيمة Q_{10} للتفاعلات الكميائية التى تحدث على درجات الحرارة الفسيولوجية تقترب فى الغالب من ٢ أو أعلى من ذلك . وعلى

ذلك فإن تقدير Q_{10} ربما يستخدم لتمييز التفاعلات الكيميائية عن تلك التفاعلات الفيزيائية البحتة .

كثافة الجزيئات المنتشرة Density of diffusing molecules : معدل انتشار الغازات تحت ظروف ثابتة يختلف إلى حد كبير من غاز إلى آخر وذلك تبعاً لنوع وكثافة الغاز . وقد لخص قانون **جراهام للانتشار Graham's law of diffusion** هذه البديهيات : حيث ينص على أن معدل انتشار الغازات يتناسب عكسياً مع الجذر التربيعي لكثافة تلك الغازات . وعلى ضوء هذا القانون فيمكن إيجاد العلاقة التالية :

$$\frac{r_1}{r_2} = \frac{\sqrt{d_2}}{\sqrt{d_1}}$$

حيث r_1 ، r_2 عبارة عن معدل انتشار الغازات والتى كثافتها d_1 ، و d_2 على الترتيب . ولو طبقنا تلك المعادلة على غازى الهيدروجين والأوكسجين فإننا نجد :

$$\frac{r_h}{r_o} = \frac{\sqrt{d_o}}{\sqrt{d_h}} = \frac{\sqrt{16}}{\sqrt{1}} = \frac{4}{1}$$

حيث كثافة الأوكسجين تعادل ست عشرة مرة كثافة الهيدروجين ، وعليه فإن معدل انتشار الهيدروجين يعادل أربع مرات أمثال انتشار الأوكسجين .

يمكن توضيح قانون جراهام عملياً بسهولة فى المعمل (أنظر شكل ٢ –٣) فعند حشو نهايتى أنبوبة زجاجية مفتوحة الطرفين بقطعتى قطن ثم إضافة محلول أيدروكسيد أمونيوم إلى إحداهما وإضافة حمض الأيدروكلوريك إلى الأخرى ، فسوف نلاحظ أن غازى الأمونيا وكلوريد الأيدروجين ينتشران داخل الأنبوبة كل فى إتجاه الآخر « من الأعلى تركيز إلى الأقل تركيز كل مستقل عن الآخر » ، أى أنهما يتقابلان معاً عند نقطة معينة فى الأنبوبة حيث يتفاعلان مع بعضهما مكونان هالة بيضاء من كلوريد الأمونيوم ، ويلاحظ أن معدل انتشار كل غاز يعتمد على كتلة جزيئاته . وكما هو موضح فى شكل ٢ – ٣ فإن حلقة كلوريد الأمونيوم تتكون بالقرب من الطرف الذى يحتوى على القطنة المبللة بكلوريد الأيدروجين وهذا متوقع بالطبع حيث أن كثافة كلوريد الأيدروجين تقريباً ضعف كثافة الأمونيا .

قابلية الذوبان فى وسط الانتشار Solubility in Diffusion Medium :

كلما زادت قابلية المادة للذوبان فى وسط الانتشار زاد معدل سرعة انتشارها فى ذلك

الوسط . ولكن إذا كان وسط الانتشار ذا تركيز مرتفع فسوف تزداد درجة مقاومته للمواد المنتشرة . كذلك يتناسب معدل انتشار المواد مع مدى إتساع مساحة وسط الانتشار . ومما هو جدير بالذكر أن قابلية ذوبان الغازات فى السوائل تقل كلما ارتفعت درجة الحرارة ، فمثلاً عند ضغط ٧٦٠ م فإن٠٤٨٨٩ , لترمن الأوكسجين تذوب فى لتر واحد من الماء عند درجة صفر° م وتقل إلى٠٣٨٩١ , لترمن الأوكسجين عند درجة حرارة ١٠° م ، ٠٣١٠٢ , لترعند درجة ٢٠° م ، و ٠٢٦٠٨ , لتر عند درجة ٣٠° م ، و ٠١٧٦١ , لتر عند درجة ٨٠° م . وفى الحقيقة فإن عملية غليان السوائل هى من الطرق الشائعة المستخدمة فى المعمل عملياً للتخلص من الغازات الذائبة فى تلك السوائل . وفيما عدا تلك الغازات شديدة الذوبان ، يلاحظ أن ذوبان الغازات فى السوائل يزداد بزيادة الضغط . هذه الخاصية الغازية هى أساس « **قانون هنرى** » "Henry's law" ، والذى ينص على أن كتلة الغاز قليل الذوبان والتى تذوب فى كتلة معينة من السائل عند درجة حرارة معينة تتناسب مباشرة مع الضغط الجزئى لهذا الغاز .

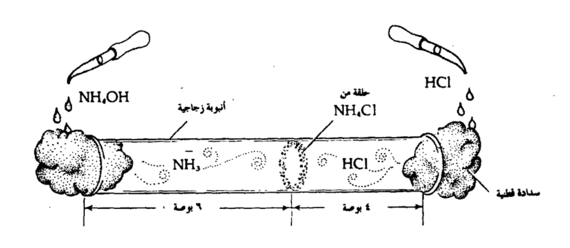
وتُعتبر صناعة المشروبات الكربونيتيدية « المياه الغازية » تطبيق مباشر لقانون هنرى . حيث يتم إذابة CO_2 فى المشروب تحت ضغط خمسة جو ثم وضعه فى إناء مغلق . وعند نزع الغطاء يصبح الضغط الجوى فوق سطح المحلول واحد جو فقط وبالتالى يخرج الغاز على صورة فقاعات من المحلول الذى يعتبر محلول فوق مشبع بالغاز . ويُطلق على عملية خروج فقاعات الغاز من المحلول اصطلاح **الفوران** effervescence .

وبعض الغازات ذات القابلية العالية جداً للذوبان فى الماء لا ينطبق عليها قانون هنرى . وسبب قابليتها العالية للذوبان فى الماء ترجع إلى تفاعل الغاز مع الماء ، ويصاحب ذلك خروج طاقة على صورة حرارة فى بعض الحالات . فمثلاً غاز الأمونيا (NH_3) وثانى أكسيد الكبريت (SO_2) يُعتبران من أمثلة الغازات عالية الذوبان فى الماء حيث يتم تفاعلها كما يلى مع الماء :

$$NH_3 + H_2O = NH_4OH$$
$$SO_2 + H_2O = H_2SO_3$$

فعند ذوبان غاز النشادر فى الماء يحدث تفاعل بينهما يؤدى إلى تكوين أيدروكسيد الأمونيوم (NH_4OH) ، وعند ذوبان غاز ثانى أكسيد الكبريت فى الماء فيتكون حمض الكبريتوز (H_2SO_3) . ويلاحظ أن جزء كبير من الماء يُستهلك أثناء كلا التفاعلين السابقين وبالتالى فإن قانون هنرى لا ينطبق على حالة الغازات شديدة الذوبان . ففى حالة ذوبان غاز

الأمونيا فى الماء يلاحظ أن حوالى نصف الماء يدخل فى التفاعل والجزء المتبقى عبارة عن محلول مركز من أيدروكسيد الأمونيوم .



شكل ٢ – ٣ : قانون جراهام . حلقة كلوريد الأمونيوم توضح مكان التقاء غازى HCl و NH_3 بعد انتشار كل منهما من السدادة القطنية التى بللت بكل منهما .

تدرج الجهد الكيميائى Chemical Potential Gradient :

بصفة عامة كلما زاد انحدار تدرج الجهد الكيميائى زاد معدل الانتشار . ويتحكم فى شدة الانحدار هذا تركيزات المادة القابلة للانتشار بين منطقة ما وأخرى والمسافة الموصلة بين المنطقتين التى يحدث عبرها الانتشار . فى الحقيقة فإن أى عامل يزيد أو ينقص تدرج الجهد الكيميائى (مثل : التركيز ، والضغط ، والحرارة) سوف يؤثر على معدل الانتشار .

والعوامل التى تتحكم فى معدل سرعة إنتشار الغازات تتحكم أيضاً فى معدل سرعة إنتشار السوائل والمواد الصلبة . وعلى كل حال فبالإضافة إلى الحرارة ، وكثافة الجزيئات molecular density ، ووسط الانتشار ، والتدرج فى الجهد الكيميائى فإن هناك عوامل أخرى (بالأخص حجم وقابلية الجزيئات المنتشرة للذوبان) تؤثر على إنتشار المذاب فى المذيب سواء كان سائل فى سائل أو غاز فى سائل .

الماء : التركيب والخواص والتفاعلات

Water: Structure, Properties and Interactions

لكى نفهم مختلف العمليات الفسيولوجية التى تتعلق بخاصية الماء فلا بد من إستعراض الخواص الكيميائية والفيزيقية الأساسية للماء وتفاعله مع المركبات الأخرى . والماء تلك المادة التى يمكن أن يُطلق عليها سائل الحياة fluid of life ، حيث يكون أكثر من ٩٠٪ من التركيب الكيميائى للعديد من الكائنات ، ويُشارك فى جميع عمليات التمثيل الغذائى سواء أكان ذلك بطريق مباشر أو غير مباشر . ويعتبر الماء ذو خواص فريدة من نوعها وذلك يرجع إلى التوزيع الفراغى لجزيئاته molecular configuration والرابطة الهيدروجينية hydrogen bonding .

التركيب الجزيئى والرابطة الهيدروجينية

Molecular Structure and Hydrogen Bonding

يتكون جزىء الماء من ذرتى هيدروجين ترتبطان على جانب واحد من ذرة أوكسجين برابطة إشتراكية « رابطة تساهمية » . ولما كان متوسط الزاوية المحصورة بين ذرتى الهيدروجين (١٠٥°) غير حادة « أى لا تؤدى هذه الزاوية إلى وجود حالة من التأثر داخل جزىء الماء » فإن الماء يمكنه إمتصاص كمية كبيرة من الحرارة ويخضع للعديد من المؤثرات الفيزيقية دون أن تتحلل روابطه . والماء جزىء قطبى (Polar) وكما هو الحال فى الجزيئات القطبية الأخرى لذلك فله سطح مشحون (Surface Charge) . « أى ذو شحنات على سطحه » . ومن الواضح أن الماء مادة « ذات قطبين » "dipolar substance" حيث يعتبر الأيدروجين قطب موجب أما القطب الآخر فهو سالب الشحنة نتيجة لخاصية الأوكسجين فى « جـذب الإلكترونـات » (electron-attracting) (محب للإلكترونـات electrophilic) . ونتيجة لهذا التوزيع الغير متناسق فإن جزيئات الماء ترتبط بعضها البعض (أى تماسك cohesion) « وتبلل » "wet" المركبات الأخرى (أى ذات خاصية التصاقية adhesion بالمواد الأخرى) . ولهذه الخاصية أهمية خاصة فى حركة الماء خلال التربة وكذلك إنتقال الماء فى النباتات .

إنجذاب ذرة الهيدروجين الموجبة لجزىء ماء مع ذرة أوكسجين ذات شحنة سالبة فى جزىء آخر من الماء ينتج عنه « **رابطة هيدروجينية** » "hydrogen bond" . وبالرغم من أن الرابطة الهيدروجينية تعتبر أقوى من تجمع الجزيئات خلال قوة فان درفالز (Van der Waals)

(الناشيء عن القوى الطبيعية لانجذاب الجزيئات) ، إلا أن هذه الرابطة تعتبر أضعف من الرابطة الإشتراكية « التساهمية » أو الرابطة الإلكترونية . وعلى كل حال ليس هناك حدود معينة لعدد جزيئات الماء التى ترتبط معاً بروابط هيدروجينية . تخيل البحيرة عبارة عن تجمع لجزيئات الماء فى صورة جزىء عملاق ضخم أكثر منه تجمع لجزيئات منفصلة من الماء .

خواص الماء المهمة للنباتات Properties of Water Important to Plants

وجود الروابط الهيدروجينية فى الماء يعمل على تكوين جزىء ذا قطبين ويشجع ذلك على تكوين تركيب شبكى شعرى latticelike structure قادر على تجميع العديد من الذرات فى حيز صغير ويعمل على ثبات التركيب الجزيئى للماء . أيضاً وجود تلك الروابط الهيدروجينية هى المسئولة مباشرة عن إرتفاع « حرارة الإنصهار » "heat of fusion" ، وارتفاع « الحرارة النوعية » للماء specific heat وإرتفاع « حرارة تبخير » الماء "heat of vaporization" . فالطاقة اللازمة لتفكك الروابط الهيدروجينية حتى يمكن ذوبان الثلج أو تسخين الماء أو تبخيره تلك الطاقة تعتبر عالية بالمقارنة بالطاقة اللازمة للتغلب على قوى فان درفالز الموجودة طبيعياً نتيجة الإرتباط الضعيف بين جزيئات الإيثان والإثير والبنزين . والروابط الهيدروجينية هى المسئولة أيضاً عن إلتصاق جزيئات الماء بتلك المواد مثل الزجاج والسليولوز (جدر الخلايا) وميسيليات الطين clay micelles (دقائق الطين) . فتلك المواد تبتل بسرعة بسبب أن جزيئات الماء يمكنها تعريض ذرات الأوكسجين على الأسطح وقدرتها على تكوين الروابط الهيدروجينية . وعلى الجانب الآخر فإن الأنسجة الواقية من الماء (Water-repellent fabrics) ، والهيدروكربونات مثل الشموع لا تبتل بسهولة وذلك لأن الروابط الهيدروجينية التى تحدث قليلة جداً . ويوجد الماء على الصورة السائلة عند درجة حرارة الغرفة (٢٥° م) ، وهو أخف أى أقل كثافة عندما يكون فى الحالة الصلبة عنه عندما يكون فى الحالة السائلة وذلك بسبب الروابط الهيدروجينية . فمثلاً هل فكرت فى كيفية تكوين الجليد فى البحيرة « من القمة إلى القاع » وكيف أن هذا السلوك فى تكوين الثلوج قد مكن من حفظ حياة الكائنات التى تعيش فى الماء ؟

وخاصية الماء كمذيب لها أهميتها بالنسبة للخلية الحية حيث يكون محلولاً مع العديد من المركبات ذات الصفات المتباينة ولهذا يعتبر الماء « **كمذيب عام** » "universal solvent" . وخاصية الماء كمذيب عام تنشأ نتيجة قابليته لتكوين روابط هيدروجينية بسبب التوزيع الغير منتظم للشحنات asymmetrical distribution of its charges . ففى

المحاليل المائية يلاحظ أن المركبات مثل السكريات والكحولات والأحماض الأمينية وهى التى تحتوى على ذرات أوكسجين ومجموعات أيدروكسيل (OH -) ومجموعات أمين ($-NH_2$) تلك المركبات يمكنها تكوين روابط هيدروجينية مع جزيئات الماء . والخاصية القطبية لجزىء الماء تعمل على تأين الأملاح الذائبة فى الماء حيث توجد على صورة أيونات موجبة وسالبة الشحنة فى المحلول المائى .

والماء كمذيب له أهميته العظمى بالنسبة للنبات الحى . فالعناصر الأساسية اللازمة لنمو النبات طبيعياً والمركبات اللازمة لانتقال وتخزين الطاقة وكذلك مكونات المركبات النباتية جميعها تحتاج إلى الماء كوسط لانتقالها وتفاعلها . فهذه المركبات تذوب فى الماء ويتم توزيعها وإنتشارها فى أجزاء النبات وهى على هذه الصورة الذائبة . فعمليات الانتشار والأزموزية والتشرب كلها تعتمد أساساً وتتم نتيجة إنتقال المواد الذائبة فى الماء من المكان الأصلى إلى مكان النشاط . وفى الحقيقة فإن العمليات الفسيولوجية تتم فى مائية مخففة أو فى معلقات ذات تركيز منخفض بالتالى فإن التفاعلات تخضع للقوانين الفيزيائية والكيميائية التى تتحكم فى نشاط المحاليل المائية والمعلقات المخففة .

المحاليل Solutions

عندما نحرك قطعة من سكر المائدة فى كوب من الماء فإنه ينتج محلول رائق من السكروز فى الماء ، ويمكننا تمييز مكونى هذا النظام وهو فى هذه الحالة المذاب (Solute) (السكروز) والمذيب (Solvent) (الماء) ، أى أن المذاب يذوب فى المذيب ، وبالتالى يتعايش كلاً منهما مع الآخر ، وفى هذه الحالة وحالة المحاليل الأخرى فإن جزيئات المذاب تختفى تماماً خلال المذاب والمحلول الناتج عبارة عن مخلوط متجانس من جزيئات المذاب والمذيب . وتوجد جزيئات المذاب والمذيب فى حركة عشوائية دائبة . ويجب أن نعلم أن الطاقة الحركية لجزيئات المذيب فى المحلول سوف تكون أقل من نظيرتها فى حالة المذيب النقى ، وذلك نتيجة العلاقة الناشئة بين المذيب والمذاب ، ففى أى لحظة زمنية فالمذاب لن يترسب بل يختفى تماماً وهذا يحدث على حساب الطاقة الحركية Kinetic energy لجزيئات المذيب . فالفرد الذى يخلط بعض المحاليل فى أنبوبة إختبار سوف يتبين التغير فى الطاقة الناشىء عن عملية الخلط حيث يحدث إما إرتفاع أو إنخفاض تلقائى فى درجة حرارة الأنبوبة .

عند إضافة كمية صغيرة من المذاب إلى المذيب ينتج محلول مخفف ، ولزيادة تركيز

المحلول يجب إضافة كميات أخرى من المذاب إلى أن يصبح المحلول مشبعاً بالمذاب ولا يمكن ذوبان أى كمية أخرى مضافة من المذاب إليه . وعموماً عند درجة حرارة وضغط معينين فإن كمية معينة فقط من المذاب يمكنها تكوين محلول مع كمية معينة من المذيب للوصول إلى حالة التشبع ، وعندما تصل هذه الكمية من المذاب فإن المحلول يقال عنه إنه مشبع « أى أن الوصول إلى حالة التشبع تتوقف على درجة الحرارة والضغط » .

فى حالة تحريك كمية صغيرة من مادة متأينة مثل ملح كلوريد الصوديوم (ملح المائدة العادى) فى الماء ، فإن المحلول الناتج يختلف قليلاً عن المحلول الناتج من ذوبان السكروز فى الماء ، حيث أن السكروز مادة غير متأينة وتظل جزيئاته فى المحلول دون تغير أما كلوريد الصوديوم فهو مادة ذات طبيعة أيونية وبالتالى تتأين جزيئاته فى الماء إلى أيونى الصوديوم والكلوريد .

ولتوضيح النقطة الخاصة بطاقة المحاليل ، دعنا نفترض أن الملح يتأين بنسبة ١٠٠٪ فى الماء ، فالمتوقع إذن أن كمية جزيئات الماء اللازمة لعملية إذابة كلوريد الصوديوم سوف تكون ضعف تلك الكمية اللازمة لإذابة كمية مكافئة من السكر « غير قابل للتأين » ، وذلك لأن جزيئات المذيب سوف تتفاعل مع جسيمين لكل جزىء واحد من كلوريد الصوديوم المذاب ، أى بالتالى كمية أعلى ومتناسبة من الطاقة مشتقة من الطاقة الحركية لجزيئات المذيب لازمة لإتمام عملية الإذابة . وفهم هذه الفكرة البسيطة للمحاليل ضرورى لإدراك طبيعة ميكانيكيات انتشار « الأسموزية والتشرب » الماء فى النظم الحيوية .

إنتشار الماء : الأزموزية والتشرب Diffusion of Water: Osmosis and Imbibition

بالرغم من أن صورتى الانتشار متشابهتان إلا أن كلاً من الأزموزية والتشرب ظاهرتان مختلفتان وتلعب كل منهما دورها فى إنمائية النبات . والأزموزية يُعتقد أنها نوعاً خاصاً من الانتشار وهى تحرك الماء خلال الغشاء الاختيارى للنفاذية differentially permeable membrane . وبالرغم من أن هذا التعريف للأزموزية يمكن أن يشمل المذيبات الأخرى بخلاف الماء ، إلا أننا نعنى هنا أزموزية الماء فى النباتات . أما التشرب فهو نوع معين من الانتشار والذى يوجد به المادة المُدْمَصَة (adsorbent) .

الجهد الأزموزى Osmotic Potential

يمكن مشاهدة وقياس عملية الأزموزية بواسطة جهاز غاية فى البساطة يُعرف بالأزموميتر osmometer والذى فيه يتم الفصل بين طورين (نظامين) بواسطة غشاء إختيارى النفاذية . دعنا نتخيل أن الماء دون المذاب مثل السكر يمكنه النفاذ (المرور) عبر الغشاء ، فقد وضعنا ماء نقى فى الوعاء A ومحلول سكروز فى الوعاء B (شكل ٢ – ٤) الماء النقى يقال عنه انه محلول ناقص التركيز hypotonic (أى محلول له قوة أقل low tonicity ، أو محلول أقل مذاب) بالنسبة لمحلول السكروز . وبالعكس بالنسبة للمحلول السكرى يعتبر محلول زائد التركيز hypertonic (أى له قوة أكبر ، أو أكثر مذاباً) بالنسبة للماءالنقى الموجود بالوعاء A . ولما كان الغشاء منفذاً للماء ، فإن الماء له حرية الانتقال من وإلى كل وعاء . إلا أنه فى البداية يكون معدل تحرك الماء إلى الوعاء B سيكون أعلى عن معدل تحرك الماء منه إلى الخارج لأن الجهد الكيميائى للماء النقى أعلى لاحتوائه على طاقة إنتقالية ذاتية أكثر (تحرك أكثر للجزيئات) عن ذلك لمحلول السكروز . وفى محلول السكروز بعض الماء يتعامل مع جزيئات المذاب وبالتالى يقل عدد جزيئات الماء الحر وبالتالى إنقاص أو تقليل للطاقة الانتقالية الذاتية لجزيئات الماء . وتحت هذه الظروف سوف يتزايد الماء فى الوعاء B . ومع تراكم الماء فإن محلول السكروز فى الوعاء B سوف يخفف شيئاً فشيئاً ، ويصاحب ذلك بالتالى انخفاض فى معدل دخول الماء إلى الوعاء B وكلما تقدمت هذه العملية فسوف يقل بالتدريج الفرق بين جهد الماء النقى وذلك الذى يوجد فى المحلول السكرى .

دعنا نفترض وجود « مكبس » (بستن piston) فى الوعاء B وبإضافة قوة دفع على هذا المكبس لوقف تدفق الماء إلى الوعاء B ، تلك القوة اللازمة لا بد أن تساوى أقصى ضغط لوقف دخول الماء المحصور داخله المحلول السكرى . الضغط اللازم للمحلول لكى يُنشأ زيادة فى جهده الكيميائى عن ذلك للماء النقى يُسمى بالضغط الأزموزى osmotic pressure . والضغط الأزموزى للمحلول هو الضغط (الطاقة التى نفذت بعملية المحلول) اللازم عمله لوقف إنتشار الماء النقى إلى المحلول تحت ظروف الأزموزية المثالية . وبالتالى فإن الضغط الأزموزى ما هو إلا جهد حقيقى وفى العادة لا يصل أو يُقاس فى الخلايا النباتية ، وما هو إلا قياس غياب الطاقة اللازمة للشغل أو القدرة اللازمة للانسياب فى الحالة الأزموزية المثالية .

على سبيل المثال محلول مولال molal من مادة غير متأينة undissociated فى كأس عند

صفر°م ربما يقال عنه أن له ضغط أزموزى يساوى ٢٢,٤ ضغط جوى أو ٢٢,٧ بارز . والمحلول لا يظهر ضغط ولكن له طاقة أقل عن الماء النقى ، وكميته تتوقف على كمية المذاب فى حجم معين من الماء . والطاقة المفقودة خلال عملية المحلول يمكن تعويضها بإضافة طاقة خارجية بواسطة الكباس فى الأزموميتر أو بتدفق **influx** الماء إلى النظام المغلق مثل الخلية النباتية . ولذلك يستخدم علماء النبات إصطلاح الجهد الأزموزى osmotic potential . وفى العادة يرمز له بالرمز ψ_s لوصف غياب الطاقة فى المحلول الذى يرجع إلى كمية التعامل بين المذيب والمذاب بالمقارنة بالماء النقى تحت الظروف الأزموزية المثالية . وبالرجوع إلى علاقات الطاقة الحرة لجبس ، يمكننا استخدام العلاقة السالبة لقيمة الجهد الأزموزى لأن عملية الإذابة solvation process تتميز بالآتى

$$G_2 - G_1 = -\Delta G$$

حيث : G_2 = الحالة بعد الذوبان

G_1 = الحالة قبل الذوبان

وبالتالى فإن مولال molal من السكروز عند صفر°م له جهد أزموزى (– ٢٢,٤ ضغط جوى) أو (– ٢٢,٧ بارز) – تلك القيم الحقيقية قد حصل عليها **Vant'Hoff** الذى طبق معادلات قوانين الغازات على المحاليل والذى حسب الضغط الأزموزى للمحاليل بالتالى :

$$\Pi = \frac{N}{V} \times RT \quad \text{or} \quad \Pi = CRT$$

حيث : Π = الجهد الأزموزى

N = عدد المولات

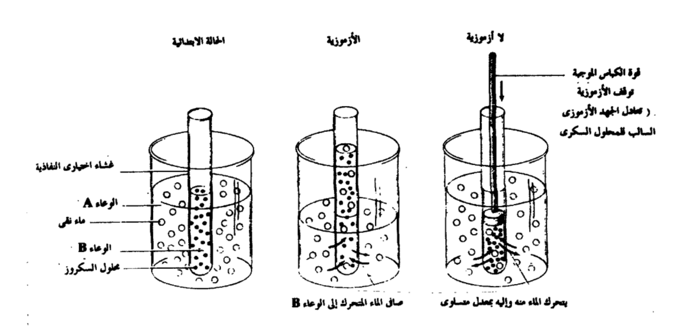
V = الحجم باللتر

R = الثابت الغازى

T = الحرارة المطلقة

C = $\frac{N}{V}$ التركيز

والعلاقة السالبة أُدخلت للدلالة عن الجهد الأزموزى لارتباطها بقوانين الديناميكية الحرارية .



شكل ٢ – ٤ : أزموميتر مملوء بالماء النقى فى الوعاء A ومحلول السكر فى الوعاء B .

وترجع أهمية الجهد الأزموزى إلى كونه يميز المحلول بطرق مختلفة ، فهو يدل على الضغط الأقصى (الضغط الأزموزى) الذى ينشأ لو سمح للمحلول للوصول إلى حالة الاتزان مع الماء النقى فى النظام الأزموزى المثالى ، وله علاقة تناسبية مع كمية المذاب فى المحلول وفى نقص الجهد الكيميائى (الطاقة الحرة الكلية) نتيجة للتعامل المتبادل بين المذيب والمذاب .

ضغط الامتلاء Turgor Pressure

الجدار الخلوى ذو الصلابة والتركيب الغير مطاط نسبياً ، يغلف الخلية النباتية وغشائها البلازمى الاختيارى النفاذية . هذه الصفات الفريدة للخلية النباتية تجعلها تعيش دائماً تحت مدى واسع من التركيزات الأزموزية ، بعكس الخلية الحيوانية التى يمكنها أن تعيش فقط فى محاليل ذات تركيزات أزموزية مشابهة تماماً (سَوِىُ الأزموزية isotonic) أو قريبة من سوى الأزموزية لتلك التى تحتويها الخلية .

عند وضع الخلية النباتية فى ماء نقى فإنها تنتفخ ولكنها لا تنفجر . وبسبب سالبية الجهد الأزموزى لمحلول الفجوة (العصير الخلوى) فإن الماء يتحرك إلى الخلية ويسبب

دفع الغشاء البلازمى ناحية الجدار الخلوى . والكمية الحقيقية للضغط الذى ينشأ (أى أن الضغط هو المسئول عن دفع الغشاء ناحية الجدار الخلوى) يسمى **« بضغط الامتلاء »** "turgor pressure" . فالجدار الخلوى يصبح متصلباً ويظهر ضغطا مساوياً ولكنه عكسى والذى نسميه « بضغط الجدار » "wall pressure" . ونتيجة لهذا التبادل الفعلى بين هذه القوى ، فإن الخلية النباتية تحت هذه الظروف يقال عنها أنها « منتفخة » "turged" (ممتلئة) . وأول علامات نقص الماء سهلة الملاحظة فى النبات هو نقص امتلاء خلايا الورقة والذى يعطى للأوراق مظهر الذبول .

الجهد المائى Water Potential

الجهد الكيميائى هو الطاقة الحرة لكل مول (وزن جزيئى) لأى مادة فى النظام الكيميائى . وبالتالى فإن الجهد الكيميائى للمادة تحت ظروف ثابتة من الضغط والحرارة يعتمد على عدد مولات المادة الموجودة . وفى تناولنا لعلاقة النبات بالماء فنحن عادة ما نعبر عن الجهد الكيميائى للماء « بالجهد المائى » (ψ_w) .وعندما نستخدم اصطلاح الجهد المائى فنحن نعبر عن الفرق بين الجهد الكيميائى للماء فى أى نقطة من النظام (μ_w) وذلك الجهد للماء النقى تحت الظروف المثلى ($\mu_w°$) .ومن المعادلة التالية :

$$\psi_w = \mu_w - \mu_w° = RT \ 1n \frac{e}{e°}$$

يمكننا فى الحالة تقدير الجهد المائى . فى المعادلة (R) هى الثابت الغازى (erg/mole/degree) ، و T درجة الحرارة المطلقة (°K) ، و (e) الضغط البخارى للمحلول عند درجة الحرارة T ، ($e°$) ضغط البخار للماء النقى عند نفس درجة الحرارة **الاصطلاح** $RT \ 1n \ (e/e°)$ **يساوى صفر . يمكننا القول أن الماء النقى له جهد يساوى صفر . إلا أنه فى النظم الحيوية فإن ($e/e°$) بصفة عامة أقل من الصفر مما يجعل ($1n(e/e°$ سالبة . وبالتالى فإن الجهد المائى فى النظم الحيوية فى العادة يعبر عنه بالكميات السالبة ، وبالتالى فإن الماء النقى الحر يمكن تعريفه بأن له جهد صفر ،وأى تخفيف من الماء مع المذاب له جهد أقل من الماء النقى ويعبر عنه بالأرقام السالبة . وبالإضافة إلى ذلك فإن الرقم السالب يعبر عن الطاقة الحرة لجبس للفرق بين الماء النقى والمحاليل .**

يمكننا التعبير عن كل من الجهود المائية والجهود الكيميائية بوحدات الطاقة ، إلا أنه من المناسب جداً عندما نتناول النظم الحيوية أن نعبر عن الجهود المائية بوحدات الضغط

(ضغط جوى أو بارز) . ويمكننا تحويل وحدات الطاقة إلى وحدات الضغط بقسمة الجهد المائى على الحجم المائى الجزئى المولالى partial molal volume (V_w) :

$$\frac{\mu_w - \mu_w^\circ}{V_w} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^\circ}}{V_w}$$

ووحدات المعادلة السابقة هى

$$\frac{\text{erg/mole}}{\text{cm}^3\text{/mole}} = \frac{\text{erg}}{\text{cm}^3} = \text{dyne/cm}^2$$

كل بار = ٠,٩٨٧ = ١٠ ٦ dynes/cm^2

لو أذبنا مادة ، مثل السكر فى ماء نقى موضوع فى كأس ، فإن المحلول الناتج يكون له جهد أزموزى أقل (أكثر سالبياً) من ذلك للماء النقى . ولما كان هذا المحلول حر (ليس تحت ضغط مكبس أو جدار خلية) فإن ضغط الامتلاء turgor pressure يساوى صفر ، وبالتالى فإن $\psi_s = \psi_w$ ووجود المذاب يقلل الطاقة الحرة . وما هو مهم فى هذه الحالة هو نسبة جزيئات المذاب إلى جزيئات الماء . وإذا زاد المذاب فسوف ينشأ سالبية أكثر فى الأزموزية وبالتالى الجهد المائى . لو شيد نظام يسمح بتكوين ضغط امتلاء ، حينئذ فإن كمية الضغط الموجبة التى تتلود لا بد من أنها تعوض تأثير المذاب وتجعل جهد الماء أقل سالبية من تلك للجهد الأزموزى .

ولو وضعنا كلاً من المحلول والماء النقى تحت ضغط متساو ، فإن تأثير الضغط الذى فرض imposed pressure يتساوى فى كميته لكلا النظامين . على سبيل المثال ، لو وضع كل من النظامين تحت ضغط (كما هو الحال فى الأزموميتر) ٦ بارز ، فحينئذ يكون الجهد المائى لكلا النظامين سوف يصبح أقل سالبية بـ ٦ بارز . وفى الحقيقة فإن الماء النقى سوف ينتج جهد مائى موجب .

العلاقة بين الكميات الأزموزية Relationship of Osmotic Quantities

سوف تساعد الحالات المفترضة التالية فى توضيح العلاقة بين الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الامتلاء . إذا كان المحلول B له جهد مائى ((ψ_w)) يساوى – ٣٠ بارز ، وجهده الأزموزى ((ψ_s)) يساوى – ٣٠ بارز ، أما ضغط الامتلاء يساوى صفر لأن المحلول موضوع داخل غشاء غير مرن (غير مطاط) والذى يسمح

بنفاذ الماء فقط . وبسبب عدم وجود ضغط امتلاء فى هذا النظام ، فإن الجهد المائى يساوى الجهد الأزموزى ($\psi_w - \psi_s$) . هذا النظام غُمس فى محلول A ذى جهد أزموزى يساوى – ١٠ بارز (شكل ٢ – ٥) . ضغط الامتلاء للمحلول A يساوى صفر لأن المحلول غير محصور (حر) ، وبالتالى فإن الجهد المائى والجهد الأزموزى متساويان . وكما هو موضح فى شكل ٢ – ٥ ، فإن الجهد المائى للمحلول A أقل سالبية من الجهد المائى للمحلول B . وبالتالى فإن التدرج فى الطاقة ينشأ من محلول A إلى محلول B ويكون محصلة ذلك تدفق الماء من محلول A إلى B أو من المحلول ذى الجهد المائى الأقل سالبية إلى المحلول ذى الجهد المائى الأكثر سالبية . وبطريقة أخرى يمكن التعبير عن الانتقال الفعلى للماء فى هذا المثال أن الماء يتحرك عبر تدرج الطاقة الحرة أو ناحية الانحدار فى الطاقة energetically downhill .

ولما كان المحلول B محبوس داخل غشاء غير مرن (غير قابل للامطظاط) فينشأ عن ذلك ضغط امتلاء ، والاتزان سوف يصل بين النظامين مع دخول كمية صغيرة فقط من الماء إلى المحلول الداخلى . وضغط الامتلاء الحقيقى (ψ_p) الذى ينشأ فى المحلول الداخلى سوف يكون ٢٠ بارز وسوف يضاد بـ ٢٠ بارز للجهد الأزموزى . والضغط الجدارى عند هذه النقطة سوف يكون أيضاً ٢٠ بارز . وبما أن الجهد المائى للمحلول B أقل سالبية بكمية الضغط الواقع عليه ، فإن الجهد للمحلول الداخلى لا بد أن يصبح أقل سالبية بـ ٢٠ بارز ، وبالتالى يساوى الجهد المائى للمحلول الخارجى . وهنا يمكننا تلخيص ذلك بصفة عامة أنه عندما يكون هناك محلولين مائيين منفصلين عن بعضهما بغشاء منفذ للماء فقط فإن جهدى الماء سوف يميلان إلى الاتزان ، ومع الشرح السالف فإنه يمكن أن نستنتج :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

إفتراض واحد ذكر هنا ، أن الجهد الأزموزى لا يتغير ، هذا الافتراض قد بنى على أساس تلك الملاحظات فى الخلايا أو فى المحاليل المحبوسة داخل أغشية أو جدر غير مرنة نسبياً ، والماء المكتسب أو المفقود غير كاف لتخفيف أو تركيز المحلول وبالتالى لا ينقص أو يزيد الجهد الأزموزى . والعكس صحيح لضغط الامتلاء ، فهو يتأثر بالتغير الطفيف فى تركيز المحلول .

وفى الحقيقة بمجرد عبور الماء خلال الغشاء بالأزموزية إلى الخلية ، ففى العادة سوف يلاقى بعض المقاومة من المركبات الأخرى ، وهذا العامل « يعرف بجهد

الحشوة » "matric potential" (ψ_m) . وجهد الحشوة ربما يمكن تعريفه بأنه الفقد فى الطاقة « بالنسبة للماء النقى » عند دخول وانتشار الماء وتعامله مع مركبات أخرى فى وسط الانتشار ، والعلاقة بين كل الكميات الأزموزية حينئذ تكون كما يلى :

$$\psi_w = \psi_s + \psi_m + \psi_p$$

ولما كان ψ_m غير مناسب وصعب قياسه فى النظم الأزموزية لذلك يمكن إعتباره غير ذى قيمة عند معالجة مشكلات الأزموزية فى الخلايا النباتية . وكما سنرى فيما بعد فإن جهد الحشوة هام لعمليات التشرب .

من المعادلات السابقة يمكن أن نرى أنه عندما يساوى ضغط الامتلاء (ψ_p) (فى العدد وليس فى العلامة) الجهد الأزموزى (ψ_s) للمحلول ، فإن الجهد المائى لهذا المحلول يساوى صفر .

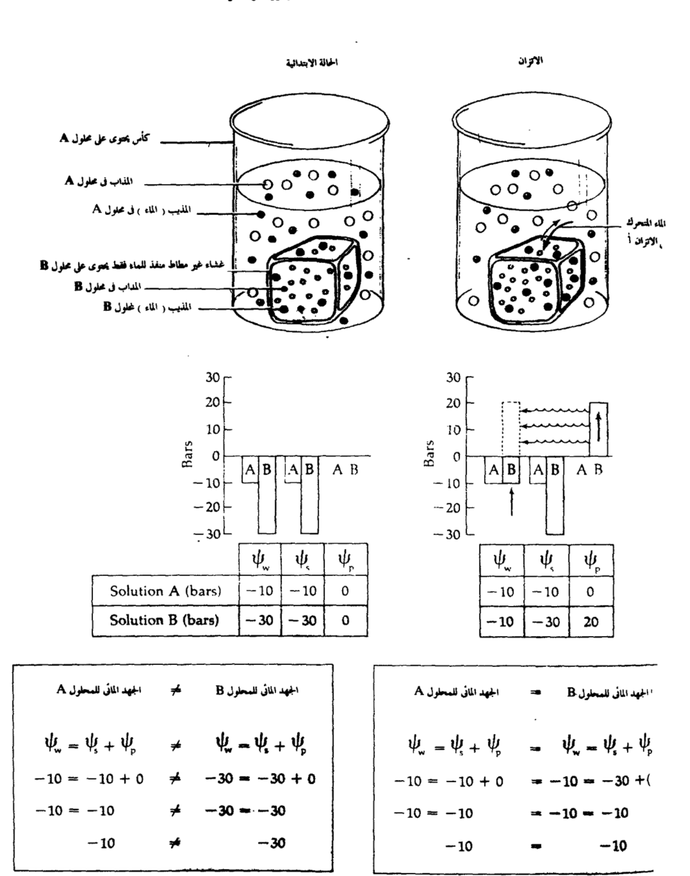
لو أن هناك محلول مائى له جهد أزموزى يساوى – ١٠ بارز محصور داخل غشاء غير مطاط وغُمس فى ماء نقى($\psi_w = 0$)، وضغط الامتلاء = ١٠ بارز والذى يصل إليه فى المحلول الداخلى عندما يصل كلا النظامين إلى حالة الاتزان ، أى أنه عند الاتزان فإن الجهد المائى للمحلول الداخلى سوف يصبح صفر .

الحالة الابتدائية — Initial State: $-10 = -10 + 0$

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p$$

حالة الاتزان — Equilibrium: $0 = -10 + 10$

وفى هذا المثال ، فقد إفترضنا إستخدام حالة فيها المحلول محكم بغشاء غير مرن . إلا أن جدار الخلية النباتية مرن إلى حد ما ، وزيادة معينة فى الحجم تنتج عندما تصبح الخلية الرخوة فى حالة امتلاء كامل ، ويصاحب هذه الزيادة فى الحجم بالتالى إنتقاص فى الجهد الأزموزى للعصير بسبب التخفيف الذى حدث للعصير الخلوى . إلا أن المعادلة $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ مازالت صحيحة ودقيقة بسبب إتزان الجهود المائية . شكل ٢ – ٦ يوضح التغيرات التى تحدث عندما تأخذ الخلية الماء . وفى الخلية الرخوة flaccid ($\psi_p = 0$) cell ، والجهد الأزموزى للعصير الخلوى يساوى جهدها المائى . ولو وضعت هذه الخلية فى ماء نقى ، فإن الماء يتحرك إلى الخلية ، مسبباً زيادة فى ضغط الامتلاء ، وبالتالى يسبب إنبساط وإمتطاط للجدار الخلوى . ومع زيادة حجم الخلية (التى تحدث نتيجة انبساط جدار الخلية) سوف ينتج تخفيف وبالتالى نقص فى الجهد الأزموزى للعصير

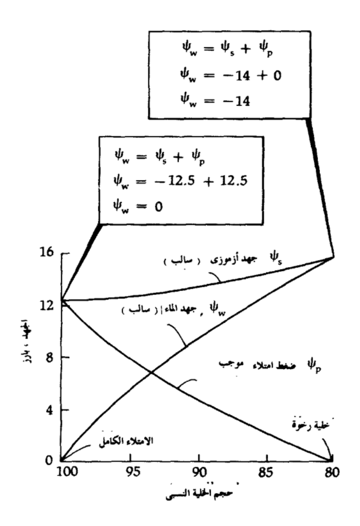


	ψ_w	ψ_s	ψ_p
Solution A (bars)	−10	−10	0
Solution B (bars)	−30	−30	0

	ψ_w	ψ_s	ψ_p
Solution A (bars)	−10	−10	0
Solution B (bars)	−10	−30	20

شكل ٢ – ٥ : العلاقة بين الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وجهد الضغط (ضغط الامتلاء).الجهود المائية للمحلولين A ، B متساويان عند الاتزان .

الخلوى . وعند النقطة التى يكون فيها الجهد الأزموزى يساوى ولكنه معاكس له فى العلامة لضغط الامتلاء ، والجهد المائى يساوى صفر ، فإن الخلية يقال عنها أنها قد وصلت إلى أقصى امتلاء ، ولا تحدث أى زيادة فى حجم الخلية عند هذه النقطة .



شكل ٢ – ٦ : التغيرات التى تحدث عندما تحصل الخلية النباتية على الماء . وعندما يتساوى كل من الجهد الأزموزى وضغط الامتلاء فى الكمية ولكن مختلفاً فى العلاقة ، فإن الجهد المائى للعصير الخلوى يكون صفر .

البلزمة Plasmolysis

عندما نضع خلية نباتية حية فى محلول ذى جهد أزموزى مماثل لذلك الذى يوجد فى العصير الخلوى (أى محلول سوى الأزموزية isotonic solution) فإن مظهر الخلية يظل كما هو عادى من جميع الوجوه . ولكن إذا كان الجهد المائى (ψ_w) للمحلول المحيط

بالخلية أقل سالبية لما هو موجود فى العصير الخلوى (أقل تركيز hypotonic) أو أكثر سالبية عن ذلك للعصير الخلوى (أعلى تركيز hypertonic) فإنه يمكن لنا أن نلاحظ تغيرات عديدة فى تركيب الخلية . على سبيل المثال لو غُمس نسيج من بشرة أوراق نبات الراؤو (Rhoeo) أو الزبرينا[1] (Zebrina) فى محلول أعلى تركيز من السكروز فإننا نلاحظ أن الغشاء البلازمى يُجذب بعيداً عن الجدار الخلوى ، ويمكننا ملاحظة ذلك بسهولة بسبب صبغات العصير الخلوى لخلايا الورقة لهذه النباتات .

دعنا نتفحص فى تفصيل مقتضب ما الذى يحدث فى هذه الحالة . أولاً فإن الماء داخل الخلية له طاقة حرة أعلى وأيضاً ميولاً أعلى للانسياب للخارج . ثانياً أن الخلية والأغشية الفجوية عملياً غير منفذة للسكروز ولكنها تستطيع إنفاذ الماء . ثالثاً أن الجدار الخلوى يسمح عملياً بنفاذ كل من السكروز والماء بحرية كاملة . ونتيجة لذلك فإن الماء ينتقل من الفجوة العصارية للخلية ثم إلى المحلول الخارجى ، والماء ينتقل من منطقة جهدها المائى أقل سالبية (عالى) إلى منطقة أكثر سالبية (منخفض) فى جهدها المائى . هذا التحرك للماء يسبب نقص فى الإمتلاء وإنكماش فى الفجوة وجذب للغشاء الخلوى بعيداً عن جدار الخلية . « والبلزمة الأولية » ' Incipient Plasmolysis'' ما هى إلا إبتداء جذب لهذه الأغشية بعيداً عن الجدار الخلوى . عند هذه النقطة فإن ضغط الإمتلاء يساوى صفر . ولوإستمرت هذه العملية فإن هناك ميل للجدار الخلوى للجذب ناحية السيتوبلازم وذلك بسبب صفات الماء الإلتصاقية اللاصقة بين الجدار الخلوى والغشاء البلازمى ، ويقال عن هذه الخلية أنها تحت توتر (إجهاد under tension) ، وضغط الإمتلاء يصبح سالباً ، وبالتالى فإن القوى التى تربط الغشاء البلازمى سوف تصبح أكبر من تلك القوى التى تربط بين جزيئات الماء فى الجدار الخلوى . والبلزمة الكاملة تنتج بالشد الكامل للغشاء البلازمى بعيداً عن الجدار الخلوى . ولو أن البلزمة غير شديدة (غير مميتة) وبالرغم من ذلك فإن الخلايا المبلزمة يمكنها الشفاء من هذه البلزمة (عكس البلزمة deplasmolyzed) ، وهذا يعنى لو أن الخلية التى حدث بها بلزمة (بالطبع بلزمة غير مميتة) قد وضعت فى محلول (أقل تركيز hypotonic) فإنها تستعيد امتلائها .

وتنتج حالة مخالفة لو أن الخلية النباتية الحية قد وضعت فى محلول أقل تركيز عن العصير الخلوى . فى هذه الحالة فإن الماء يتحرك من منطقة جهدها المائى أقل سالبية (المحلول

---

(١) يصلح لذلك أى نبات آخر يحوى عصيره الخلوى على صبغات ذائبة مثل بشرة بتلات زهرة الجيرانيوم مثلاً .

الخارجى) إلى منطقة جهدها المائى أكثر سالبية (العصير الخلوى) وسوف يدخل الماء إلى الخلية ويسبب زيادة فى امتلائها . ولما كان الجدار الخلوى مرن إلى درجة ما فإن حجم الخلية سوف يزداد قليلاً . كما أن ضغط الامتلاء للجدار الخلوى سوف يزداد بالطبع . وبسبب أن الزيادة فى حجم الخلية فى المحلول الأقل تركيزاً بوجه عام قليلة جداً ، لذلك فمن الصعب ملاحظة أى إختلاف فى المظهر بين الخلية النباتية الموضوعة فى المحلول السوى التركيز والخلية النباتية الموضوعة فى المحلول الأقل تركيزاً .

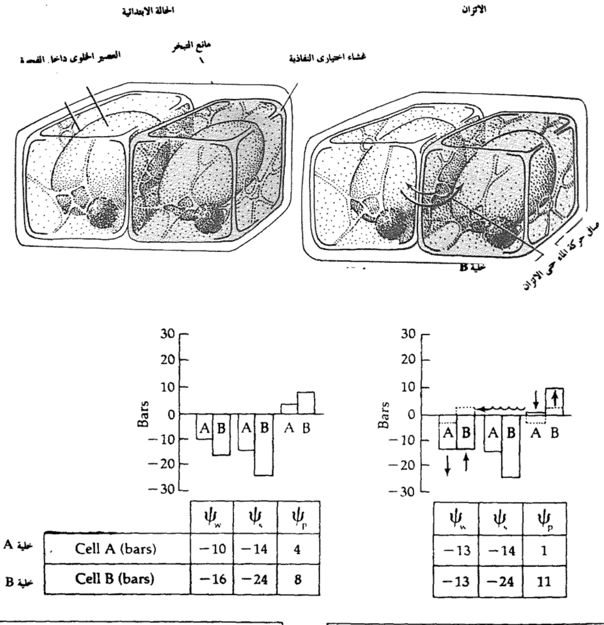
الأزموزية بين الخلايا Osmosis Between Cells

دعنا نتخيل خليتين ملتصقتين ومحميتين من أى بخر ، والعصير الخلوى للخلية A ذى جهد أزموزى (– ١٤ بارز) وضغط امتلاء (٤ بارز) ، أما الخلية B فهى ذات جهد مائى (– ١٦ بارز) وجهد أزموزى (– ٢٤ بارز) – والحالة النهائية لكل خلية يمكن التعبير عنها : $\psi_w = \psi_s + \psi_p$ وملخصة فى شكل ٢ – ٧ .

والنقطة الهامة هى أنه طالما أن كلاً من محلولى الخليتين متصلان فإن الجهود المائية لكل منهما تميلان إلى الوصول إلى حالة الاتزان ، مع التحول فى ضغط الامتلاء . والماء حينئذ يتدفق من الخلية A إلى الخلية B أو من المحلول الخلوى للـ ψ_w الذى هو (– ١٠ بارز) إلى (– ١٦ بارز) . وفى هذا النوع من المشكلات فنحن نفترض أن التغير فى الحجم غير كاف لإحداث تغير فى الجهد الأزموزى وبالرغم من ذلك لا يكون ذلك صحيحاً تماماً ، ونستطيع أن نستخدم حساب تقريبى للحالة الأزموزية بين الخليتين لكى نتكهن بإتجاه الأزموزية .

قياسات الجهد الأزموزى Osmotic Potential Measurements

نقطة الغليان boiling point لأى محلول مائى أعلى من الماء النقى ، والضغط البخارى vapor pressure للماء فى المحلول أقل من ذلك فى الماء النقى ، والمحلول يتجمد على درجات حرارة أقل (إنخفاض نقطة التجمد freezing point depression) ، وتُسمى تلك العوامل بالصفات المجمعة للمحاليل Colligative Properties حيث تكون ذات علاقات متبادلة ، والمدى الذى يتأثر به عامل يتناسب مباشرة مع عدد الجزيئات المذابة (الجزيئات أو الأيونات) الموجودة فى المحلول . وبالتالى فإن قياس أحد هذه العوامل يكون قياساً غير مباشر للجهد الأزموزى وذلك لأنه أحد الصفات المجمعة للمحاليل . وعلى العموم نحن



	ψ_w	ψ_s	ψ_p
خلية A — Cell A (bars)	−10	−14	4
خلية B — Cell B (bars)	−16	−24	8

ψ_w	ψ_s	ψ_p
−13	−14	1
−13	−24	11

الحالة الابتدائية

الجهد المائى للخلية A ≠ الجهد المائى للخلية B

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p \neq \psi_w = \psi_s + \psi_p$$

$$-10 = -14 + (+4) \neq -16 = -24 + (+8)$$

$$-10 = -10 \neq -16 = -16$$

$$-10 \neq -16$$

الاتزان

الجهد المائى للخلية A = الجهد المائى للخلية B

$$\psi_w = \psi_s + \psi_p = \psi_w = \psi_s + \psi_p$$

$$-13 = -14 + (+1) = -13 = -24 + ($$

$$-13 = -13 = -13 = -13$$

$$-13 = -13$$

شكل ٢ – ٧ : العلاقات النظرية للجهود المائية ، والجهود الأزموزية ، وجهود الضغط بين الخلايا المتجاورة قبل وبعد الإتزان ، مع الإفتراض بأن الخلايا لاتجف ولا يوجد تأثير ملموس للتغير فى الحجم يؤثر على الجهود الأزموزية .

لا نستخدم نقطة الغليان المرتفعة boiling point elevation لقياس الجهد الأزموزى للعصير الخلوى . ومع ذلك فيمكننا قياس الضغط البخارى المتناقص ، ونقطة التجمد المنخفضة للعصير النباتى مع درجة من الدقة المعقولة . على سبيل المثال نظرية نقطة التجمد المنخفضة لكل مولال محلول يحتوى على مذاب غير متأين له نقطة تجمد منخفضة تساوى – ١,٨٦°م والجهد الأزموزى النظرى يكون – ٢٢,٧ بارز (– ٢٢,٤ ضغط جوى) ويمكننا الحصول على معادلة تربط بين هذين العاملين (نقطة التجمد المنخفضة والجهد الأزموزى) وفى إمكاننا استخدام هذه المعادلة لتحديد الجهد الأزموزى للمحلول الغير معروف تركيزه وبالتالى :

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times \Delta_{fp}}{-1.86}$$

ففى هذه المعادلة فإن Δ تتوقف على ملاحظة نقطة التجمد المنخفضة للمحلول الغير معروف ، ولو افترضنا مثلاً أن عصير ما للنبات له نقطة تجمد منخفضة تساوى ١,٣٩٥ فإن الجهد الأزموزى لهذا المحلول لا بد أن تكون

$$\psi_s = \frac{-22.7 \times -1.395}{1.86} = -17.025 \text{ bars}$$

تقدير الجهد الأزموزى للمحلول بواسطة تقدير نقطة تجمده تُسمى « الكريسكوبية »[١] cryoscopy (أى الاختبار البارد) أما إجراء هذه الخطوات فتعرف بالطريقة الباردة cryoscopic method .

والطريقة الأقل جهداً لتقدير الجهد الأزموزى لمحتوى الخلية يمكن عملها بظاهرة البلزمة حيث تحضر سلسلة متدرجة من المحاليل تغطى مدى معين من الجهود الأزموزية (جهود مائية) ، حيث يحضر عادة مثل هذه المحاليل من السكروز والتى فيها بعض المحاليل أقل تركيز والبعض الآخر أكثر تركيزاً بالنسبة للخلايا المراد معاملتها . ثم توضع شرائط من الأنسجة النباتية ويفضل الأنسجة المحتوية على الأنثوثيانين فى كل محلول على حدة وبعد فترة (حوالى ٣٠)دقيقة يتم فحصها تحت الميكروسكوب . وبفحص شرائط الأنسجة من المحاليل المختلفة سوف توضح بعضها أن جميع خلايا النسيج إما منتفخة (ممتلئة) ، أما فى بعضها الآخر فسوف تكون معظم الخلايا تقريباً مبلزمة (طبقاً لتركيز المحلول التى وضعت فيه) ، أما فى بعضها الآخر فستكون حوالى ٥٠٪ من الخلايا فى حالة بلزمة خفيفة ، وفى

---

(١) cryo كلمة يونانية تعنى البارد ، scopy كلمة يونانية تعنى الاختبار .

تلك الخلايا ذات البلزمة الخفيفة سيكون ضغط الامتلاء للخلية يساوى الصفر وأن الجهد الأزموزى لمحتوى الخلية يساوى الجهد المائى للخلية وللجهد المائى والجهد الأزموزى للمحلول الخارجى .

قياسات الجهد المائى Water Potential Measurements

الجهد المائى هو مجموع جميع الكميات الأزموزية ، وهو الأكثر شيوعاً فى تقدير الأزموزية فى النبات وأسهل الكميات الأزموزية قياساً . وسوف نتناول الآن أكثر الطرق المستخدمة شيوعاً لتقدير الجهد المائى لخلايا وأعضاء النبات .

الطريقة الحجمية Volume Method

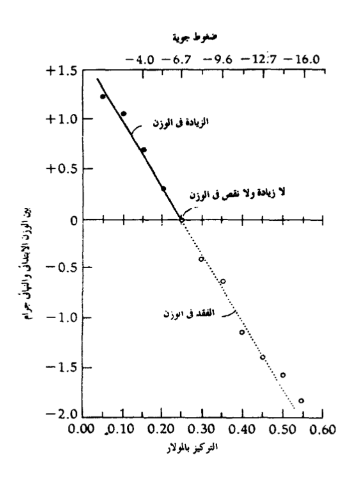
هذه الطريقة مبينة على التغيرات التى تحدث فى الاتجاه المستقيم للأنسجة عند وضعها فى محاليل ذات جهود أزموزية مختلفة . عند وضع المحاليل فى كأس ، فلا يوجد ضغط امتلاء لأن المحاليل غير « محبوسة » وبالتالى فإن $\psi_s = \psi_w$ ، وهذه الحالة لا تنطبق على الخلايا النباتية . وشرائط طولية من أنسجة الجذر أو الثمرة أو الورقة طولها يتراوح ما بين ٣ سم إلى ٤ سم ولها نفس العرض تقاس بدقة ثم توضع فى سلسلة متدرجة من التركيزات المختلفة من محاليل السكروز لمدة ساعة تقريباً ، ثم تُرفع من هذه المحاليل ويُعاد قياسها . والتغير فى الطول يمكن رسمه بالنسبة للجهد الأزموزى المعروف للمحلول . والجهد المائى للمحلول ($\psi_w = \psi_s + 0$) والذى فيه النسيج لا يتغير فى الطول هو نفسه مساوى للجهد المائى للنسيج $(\psi_w = \psi_s + ?)$.

الطريقة المثقالية « الوزنية » Gravimetric Method

هذه الطريقة التى تتشابه مع الطريقة الحجمية ، تشتمل على وضع النسيج النباتى السابق وزنه (إسطوانات من درنات البطاطس على سبيل المثال) فى سلسلة متدرجة من محاليل السكروز ، أو مركب أزموتيكى osmoticum آخر (أى له نشاط أزموزى) عند جهد أزموزى معروف $(\psi_w = \psi_s + \psi_p;\ \psi_p = 0)$ (أنظر شكل ٢ – ٨) .

تحضن العينات المحضرة من الأنسجة لمدة سبق تحديدها فى المحاليل ، ثم ترفع من المحاليل ويُعاد وزنها . والوزن الزيادة أو المفقود يُرسم على رسم بيانى بالنسبة للجهد المائى $(\psi_w = \psi_s)$ لكل محلول . وعند توصيل تلك النقط فإنها تقطع الإحداثى الأفقى

(إحداثى السينات) فى نقطة (نقطة الصفر) فإن ذلك يبين الجهد المائى للأنسجة عند وزن الصفر (لا زيادة ولا نقصان) والجهد المائى للمحلول المناظر لنقطة التقابل يساوى ذلك للنسيج .



شكل ٢ - ٨ : النتائج المفترضة لقياسات الجهد المائى لاسطوانات البطاطس .

طريقة شارداكوف أو طريقة النقطة الساقطة

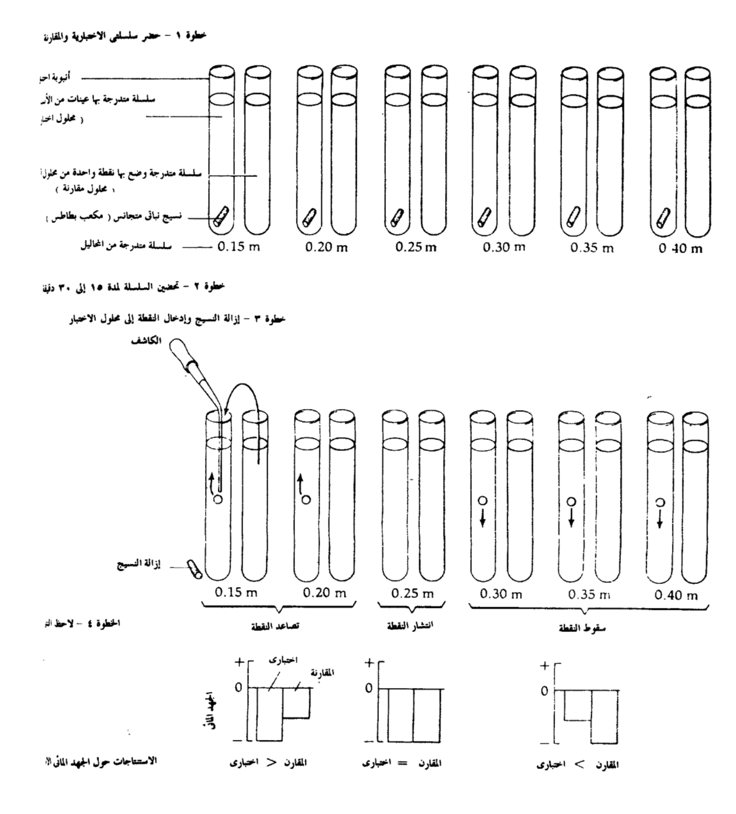
Chardakov's, or Falling Drop,Method

تحضر سلسلة متدرجة من محاليل السكروز (تتراوح بين ١٥, إلى ٥٠, مولال بتزايد متصاعد ٥,٠ مولال) . ثم يوضع كل تركيز فى أنبوبتى إختبار فيصير لدينا سلسلتان متدرجتان (أنظر شكل ٢ - ٩) . فى إحدى السلسلتين يوضع النسيج النباتى المتجانس فى كل تركيز من هذه السلسلة وهى السلسلة الاختبارية ، أما السلسلة الثانية

المقابلة فى تركيزاتها للسلسلة الأولى فيوضع بكل منها نقطة مخففة من صبغة أزرق الميثيلين (ولا يوضع بها أى نسيج نباتى) ثم ترج لمزج الصبغة بمحتوياتها من محلول السكروز تلك الصبغة المضافة لا تغير كثيراً من الجهد الأزموزى (وتُسمى تلك السلسلة بسلسلة المقارنة) .

تحضن سلسلة الاختبار المحتوية على النسيج النباتى لمدة ١٥ إلى ٣٠ دقيقة ثم يُنزع منها بعد ذلك النسيج النباتى ، ومدة التحضين هذه كافية لإحداث تغير فى المحلول الخارجى ولا يجب الوصول إلى حالة الاتزان . ثم تؤخذ نقطة من محلول المقارنة الذى يحتوى على صبغة أزرق الميثيلين وتوضع بهدوء شديد فى منتصف السلسلة الاختبارية فى التركيز المقابل لها من تلك السلسلة والمشابه لها قبل بداية التجربة . لو صعدت تلك النقطة إلى أعلى فى المحلول الاختبارى ، فهذا يعنى أن النقطة أخف والمحلول المحضن (الاختبارى) أكثر تركيزاً ، أى أن ماء هذا المحلول الخارجى قد دخل إلى الأنسجة النباتية تاركاً السكروز الذى يزداد تركيزه بالطبع . وبالعكس لو أن تلك النقطة سقطت إلى أسفل قاع الأنبوبة فإن ذلك يدل على أن المحلول الاختبارى أخف ، أى أن ماء الأنسجة النباتية قد خرج إلى هذا المحلول مما أدى إلى تخفيف هذا المحلول . وفى هذه الحالة الأخيرة فإن الجهد المائى للمحلول الابتدائى يكون أكثر سالبية عن ذلك للنسيج ، وبالتالى لو أن كثافة النقطة من محلول المضاف إليه أزرق الميثيلين مشابهة للمحلول الاختبارى فإن النقطة لا تصعد ولا تسقط وإنما تظل فى مكانها ثم تنتشر فى نفس المكان الذى وضعت فيه . عند هذه النقطة (التى تُسمى بالنقطة اللاغية null point) فإن الجهد المائى للنسيج والمحلول الذى وضعت فيه متساويان .

ومن الممكن تقدير التغير فى المحلول بإستخدام الرفركتوميتر (طريقة الرفركتوميتر) بدلاً من نقطة السقوط . ويُستخدم الرفروكتوميتر لقياس التغير المباشر فى التركيز الذى يحدث عقب عملية التحضين . وعدم التغير فى التركيز يدل بالطبع على أن المحلول له نفس الجهد المائى لذلك الذى يوجد فى خلايا الأنسجة . وهذه الطريقة بالطبع لا تحتاج إلى سلسلة المقارنة أى سلسلة المحاليل المضاف إليها أزرق الميثيلين . كما أن الخطأ التجريبى ودقة العمل بطريقة الرفركتوميتر أفضل بكثير عن طريقة النقطة الساقطة إلا أن الرفركتوميتر غير ميسور دائماً .



شكل ٢ – ٩ : طريقة شارداكوف أو طريقة النقطة الساقطة . تصاعد النقطة فى المحلول الكاشف تدل على أن المحلول الكاشف أصبح أكثر كثافة عن قرينه . إنتشر الماء من المحلول إلى الأنسجة ، والتى كانت فى البداية لها جهد مائى أكثر سالبية (Ψw) . والعكس صحيح عند سقوط النقطة فى المحلول الكاشف إلى أسفل الأنبوبة . وإنتشار النقطة فى المحلول الكاشف دون تصاعد أو سقوط يدل على أنه لا يحدث تغير بالنسبة للماء داخل النسيج أو خارجه وبالتالى فإن الجهد المائى للنسيج مساوى للجهد المائى للمحلول .

طريقة الضغط البخارى (أو طريقة سيكروميتر الازدواج الحرارى)

Vapor Pressure(Thermocouple Psychrometer) Method

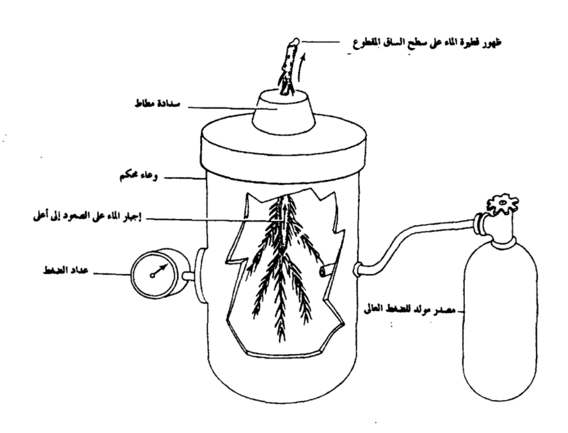
هذه الطريقة مبنية على أساس أن النسيج لا يحصل أو يفقد الماء إلى الجو عندما يكون الضغط البخارى للهواء مناظراً لجهد الماء فى النسيج . ومن الأجهزة الأكثر شيوعاً لقياس الرطوبة داخل الحجرات المغلقة التى تحتوى على إثنين من المزدوج الحرارى two thermocouple المتصلة . واحدة منها يُترك فى درجة حرارة الهواء فى الحجرة ، أما الآخر فيبرد بسرعة عندما يمر تيار ضعيف خلال الموصلين . وسوف تتكثف الرطوبة الموجودة فى هواء الحجرة على المزدوج الحرارى البارد . لذلك فسوف يعمل الانخفاض فى الرطوبة كعمل « الفقاعة المبتلة » "wet bulb" . والجهد المائى للهواء فى الحجرة يساوى الفرق بين درجة حرارة « الفقاعة المبتلة » وتلك للمزدوج الحرارى .

تنزع أقراص من الأوراق وتوضع فى حجرة الجهاز لمدة تقترب من ٢٠ دقيقة حتى الاتزان . ثم تقدر الرطوبة النسبية المتزنة مع الحجرة وتقدر درجة حرارة الغرفة وحرارة الفقاعة الجافة مطروحاً منها حرارة الفقاعة الرطبة وتسجل تلك النتائج . ثم تصحح النتائج إلى ٢٥° م ويقدر الجهد المائى من رسوم بيانية معيارية (من جداول المعايرة) والرسوم البيانية المعيارية لازمة لكل حجرة سيكروميترية وفى العادة تُجرى تلك الرسوم بأخذ قياسات للماء المقطر ، ١ مولال« ص كل »وكل قراءة تُعدَل إلى ٢٥° م وتوقع النتائج كقراءات بالميكروفولت على المحور الأفقى والجهد المائى على المحور الرأسى . وعلى سبيل المثال ، الماء المقطر يساوى صفر جهد مائى ، واحد مولال« ص كل »يساوى – ٤٦,٤ بارز عند درجة ٢٥° م .

قنبلة الضغط Pressure Bomb

قنبلة الضغط عبارة عن وسيلة تُستخدم لتقدير الإجهاد الرطوبى النباتى والجهد المائى لفرع نبات مورق ، وهى مبنية على الافتراض بأن عمود الماء فى النبات فى العادة يقع دائماً تحت إجهاد أو توتر وذلك بسبب الشد الناشىء عن التأثير الأزموزى (جهد مائى) لخلايا الأوراق النباتية (أنظر شكل ٢ – ١٠) . فلو أن التوتر عالى فإن الجهد المائى لخلايا الورقة سوف يكون سالباً للغاية . وعند قطع الساق يقطع معه عمود الماء ، وبسبب أن ذلك العمود يقع تحت إجهاد أو توتر فإنه يتراجع داخل أنسجة الفرع المقطوع فى إتجاه الأوراق . يوضع هذا الفرع المقطوع فى الحجرة (كما هو موضح

بالشكل) على أن يُطل طرفه المقطوع خارج الحجرة عن طريق السدادة . يزاد الضغط بالتدريج داخل الحجرة عن طريق مصدر مولد للضغط فينشأ عن ذلك ضغط داخل الحجرة وأيضاً حول أوراق الفرع بداخله وتعمل هذه القوة على دفع عمود الماء داخل الفرع إلى السطح المقطوع . يسجل الضغط بكل دقة في هذه الحالة أى عند وصول قُطيرة ماء على سطح الفرع المقطوع . والضغط اللازم لإجبار الماء للظهور على السطح المقطوع يساوى « الإجهاد أو التوتر » ولكن بعلاقة عكسية لعمود الماء عند زمن القطع . ولو أن ضغط منخفض كافى لإجبار الماء على الصعود على السطح المقطوع للفرع ، فإن الخلايا الحية خاصة الورقية لها جهد مائى سالب ضعيف ، والفرع يكون تحت إجهاد رطوبى منخفض نسبياً . ولكن إذا لزم ضغط عالى لإجبار الماء إلى الظهور على السطح المقطوع فإن الإجهاد الرطوبى يكون كبيراً نسبياً وذلك بسبب الجهود المائية السالبة جداً لخلايا الورقة .



شكل ٢ - ١٠ : قنبلة الضغط تستخدم لقياس الجهود المائية أو الإجهاد الرطوبى النباتى . عند قطع فرع مورق فإن الماء الذى يكون تحت إجهاد أو توتر يتراجع من السطح المقطوع . والضغط اللازم لإجبار هذا الماء إلى الظهور على السطح المقطوع يساوى متوسط الجهود المائية للأوراق .

التشرب Imbibition

يُعتبر التشرب إحدى صور انتشار الماء فى النبات ، وكما هو الحال فى الأزموزية فإن التشرب يمكن إعتباره نوعاً خاصاً من الانتشار ، حيث أن محصلة تحرك الماء يكون على طول تدرج الانتشار ، إلا أنه فى حالة التشرب توجد المواد الإدمصاصية . فعند وضع المادة الجافة للنبات فى الماء فيظهر انتفاخ ملحوظ يأخذ طريقه وبالتالى زيادة فى الحجم [١] . والشخص الذى له خبرة يلاحظ ذلك أن حلق الباب أو الشباك (الحزام الخشبى المثبت فى الحائط) الذى يوضع لفترة طويلة فى جو مشبع بالرطوبة ، فالخشب الجاف عملياً يعتبر مادة مدمصة جيدة .

ويمكن أن ينشأ ضغط هائل لو أن المادة الإدمصاصية تُحبس داخل حيز ثم يسمح لها بتشرب الماء . فعلى سبيل المثال « خابور » الخشب الجاف الذى يوضع فى حفر صغيرة الحجم بين الصخور فى الجبال ثم يُسقى بالماء فينتج عن ذلك ضغط هائل يؤدى إلى تكسير الصخور . وفى الحقيقة هذه الصورة لتقطيع الأحجار كانت تُستخدم فى الماضى [٢]

العوامل اللازمة للتشرب Conditions Necessary for Imbibition

هناك حالتان لازمتان لكى يحدث التشرب : (١) تدرج الجهد المائى لا بد أن يقع بين سطح المادة الإدمصاصية والسائل المتشرب ، (٢) لا بد أن توجد قابلية امتزاجية certain offinity بين مكونات المادة الإدمصاصية والمادة المتشربة .

تظهر مواد النبات الجافة سالبية حادة جداً للجهود المائية . على سبيل المثال بعض البذور الجافة قد أظهرت جهد مائى يساوى – ٩٠٠ بارز ، وبالتالى عند وضع هذه المادة فى ماء نقى فينشأ إنحدار شديد فى تدرج الجهد المائى ويتحرك الماء على أسطح المادة الإدمصاصية . وعند استمرار إدمصاص الماء يصبح الجهد المائى أقل سالبية حتى يتساوى ذلك فى النهاية مع الماء الخارجى نظرياً ، وعند هذه النقطة ينشأ الاتزان ويتوقف التشرب وتحرك الماء من وإلى المادة الإدمصاصية يكون متساوياً فى الكمية .

---

(١) من أكبر الأمثلة على ذلك وضع البذور الجافة فى ماء فيختفى انكماشها وتزداد فى الحجم بظاهرة التشرب .

(٢) هذه الطريقة استخدمها قدماء المصريين فى تقطيع الصخور وهم أول الشعوب التى اكتشفت هذه الخاصية

والمادة الإدمصاصية لا يشترط تشربها لكل أنواع السوائل ، على سبيل المثال مواد النبات الجافة التى تُنقع فى الإيثير لا تنتفخ بدرجة ملحوظة . إلا أن المطاط مع ذلك يتشرب الإيثير وينتفخ بدرجة ملحوظة عند وضعه فيه ، إلا أن المطاط لا يتشرب الماء . ومن الواضح أن هناك إرتباط implication والذى يعنى وجود قوى معينة جاذبة لا بد من وجودها بين مكونات المُتَشرِب والمُتَشَرْب .

توجد كميات ملحوظة من المواد الغروية فى كلتا الخلايا الحية والميتة النباتية (أنظر ملحق أ) ، فالبروتينات والببتيدات العديدة غرويات محبة للماء – وهذا يعنى أن لها جذب شديد قوى للماء ، بالإضافة إلى احتواء الخلايا النباتية لكمية كبيرة من الكربوهيدرات فى صورة سليولوز ونشا والتى إليها ينجذب المآء بشدة . إدمصاص الماء على أسطح تلك الغرويات المحبة للماء لها أهميتها الكبيرة لعملية التشرب . فالبذور التى تحتوى على مواد غروية عالية تكون مثلاً جيداً للمادة الإدمصاصية . وفى الحقيقة فإن الماء اللازم لإنبات البذور يتم خلال عملية التشرب . والجهد للنظم الحيوية يكون أكثر سالبية بوجود تلك الإدمصاصيات أو مواد الارتباط بالماء water-binding,materials . إلى تلك المواد أو إلى القوى التى تولدها فقد أقترح « جهد الحشوة » matric (ψ_m) potential . وفى تناول علاقة النبات بالماء فإن اصطلاح جهد الحشوة قد حل محل الاصطلاح القديم ضغط التشرب imbibition pressure وهو إلى حد ما نظير الجهد الأزموزى . وكما هو متوقع فإن الجهد المائى لمواد النبات الجاف مثل البذور يكون سالباً تماماً .

جهد الحشوة Matric Potential

جهد الحشوة هو نظير للجهد الأزموزى من حيث أنه يعطى الجهد أقصى ضغط والذى تظهره المادة الادمصاصية لو غُمست فى الماء النقى (4) . والضغط الفعلى الذى يتولد عندما يتشرب الماء ربما يعتقد أنه مماثل لضغط الامتلاء (جهد الضغط Pressure potential) . ومع هذه الحقائق التى يجب أن تؤخذ فى الاعتبار يمكننا إستنتاج المعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_m + \psi_p$$

هذه المعادلة بالطبع مشابهة لتلك المستخدمة فى النظم الأزموزية ، حيث أن جهد الماء يساوى الجهد الأزموزى زائد (+) ضغط الإمتلاء . تذكر أن جهد الحشوة دائماً

سالب . ولاينشأ ضغط إمتلاء عندما تكون المادة الإدمصاصية حرة والمعادلة السابقة تحت هذه الظروف يمكن تبسيطها إلى

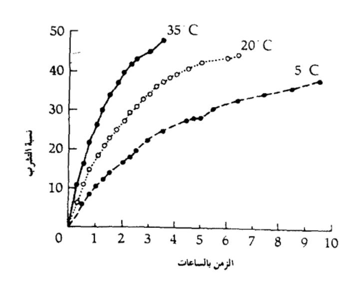
$$\psi_w = \psi_m$$

وجهد الحشوة للبذور الجافة هوائياً مثل الشبيط cocklebur ربما تقترب من – ١٠٠٠ بارز (5,6) . وبعد إنتهاء التشرب فإن الجهد المائى الخارجى والداخلى يكون صفر . إلا أننا إذا غمسنا بذور محتوية على ماء له جهد مائى = – ٥٠٠ بارز فى محلول ص كل له جهد أزموزى = – ٥٠ بارز (الجهد المائى يساوى – ٥٠ بارز) ، فإن الجهد المائى لماء البذور عند الاتزان سوف يكون – ٥٠ بارز ، وكما هو الحال فى النظم الأزموزية ، فإن الجهود المائية تميل للاتزان .

العوامل المؤثرة على معدل ومدى التشرب

Factors Affecting Rate and Extent of Imbibition

يتأثر معدل ومدى التشرب أساساً بالحرارة وبالجهد الأزموزى للمادة المتشربة . والحرارة لا تؤثر على كمية الماء التى تأخذها المادة الإدمصاصية ، و لكن لها تأثير محدد على معدل التشرب ، فزيادة درجة الحرارة تسبب زيادة فى معدل التشرب (أنظر شكل ٢ – ١١) .



شكل ٢ – ١١ : معدل التشرب لبذور الشبيط عند درجات الحرارة المختلفة .

عن : Botanical Gazette 69,figure 3-7 by C.A. shull, by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1920. The University of Chicago Press.

تتأثر كل من كمية الماء المتشرب ومعدل التشرب بالجهد الأزموزى للمادة المتشربة . وإضافة المذاب للماء النقى يسبب سالبية أكثر للجهد المائى . هذه الإضافة لها تأثير مغير للتدرج فى الجهد المائى بين ماء المحلول والمادة الإدمصاصية . تدرج الجهد المائى أقل إنحداراً عما إذا غمست المادة الإدمصاصية فى ماء نقى . وبالمثل النقص فى تدرج الجهد المائى سوف يسبب نقص فى المعدل الذى فيه يتشرب الماء ، وبالتالى الكمية المأخوذة من الماء . بعض البيانات التى حصل عليها((5) Schull) على تأثير الجهد الأزموزى فى التشرب بواسطة بذور الشبيط الجافة هوائياً تُرى فى جدول ٢ – ١ .

جدول ٢ – ١ : التشرب بواسطة بذور الشبيط الجافة هوائياً التى تتأثر بالجهود الأزموزية المختلفة . مصدرها :

Schull.1916. Measurement of the surface forces in soils. Bot.Gaz.62:1.

التركيز بالمولار	الماء المتشرب بعد ٤٨ ساعة (٪ بالنسبة للوزن الجاف)	الضغط الأزموزى (ضغط جوى)
H_2O	51.58	0.0
0.1*M* NaCl	46.33	3.8
0.2*M* NaCl	45.52	7.6
0.3*M* NaCl	42.05	11.4
0.4*M* NaCl	40.27	15.2
0.5*M* NaCl	38.98	19.0
0.6*M* NaCl	35.18	22.8
0.7*M* NaCl	32.85	26.6
0.8*M* NaCl	31.12	30.4
0.9*M* NaCl	29.79	34.2
1.0*M* NaCl	26.73	38.0
2.0*M* NaCl	18.55	72.0
4.0*M* NaCl	11.76	130.0
Sat. NaCl	6.35	375.0
Sat. LiCl	−0.29	965.0

تغيرات الحجم والطاقة Volume and Energy Changes

نتيجة للتشرب تزداد حجم المادة الإدمصاصية . ومع ذلك فإن الحجم الكلى

للنظام (حجم الماء الذى تُغمس فيه المادة الإدمصاصية (+) حجم المادة الإدمصاصية) فى العادة يكون أقل بعد التشرب عنه قبل أن يبدأ التشرب . ويمكننا بسهولة ملاحظة هذه الحقيقة بوضع بذور جافة هوائياً فى مخبار مدرج محتوى على ماء ، ثم يُقرأ الحجم الإبتدائى ، ثم نقارنه بحجم النظام بعد إنتهاء التشرب والسبب فى هذا الإختلاف فى الحجم يرجع إلى أن جزيئات الماء تدمص على أسطح المادة الغروية الموجودة فى المادة الإدمصاصية وتلتصق بها بشدة . وبالتالى فإنهما يلتصقان مع بعضهما بشدة والنتيجة تكون نقص فى حجم النظام .

ونتيجة لضيق إدمصاص جزيئات الماء ، فإن بعض الطاقة الكينيتيكية المملوكة لهذه الجزيئات تفقد . هذا الفقد فى الطاقة يُرى فى النظام على هيئة حرارة . وبالتالى يوجد دائماً زيادة فى الحرارة نتيجة للتشرب .

أسئلة :

٢ - ١ ما هى الخواص الكميائية لجزيئات الماء المسئولة عن العديد إن لم يكن جميع الخواص الفيزيقية والكميائية للماء ؟ إشرح .

٢ - ٢ بين خواص الماء وأهميتها للنباتات .

٢ - ٣ عرف المصطلحات التالية : المذاب ، المذيب ، التأين ، التفكك .

٢ - ٤ غشاء على صورة « صرة » مغلقة مُلئت بالكامل بمحلول ذى جهد أزموزى - ٢٧ بارز ثم غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٢١ بارز . إفرض أن الغشاء منفذ للماء فقط وأن الجهود الأزموزية لا تتغير بالأزموزية . ما الحال الذى يكون عليه : الجهد المائى للمحلول الداخلى عند الاتزان ؟ الجهد الأزموزى ؟ ضغط الامتلاء ؟ أجب عن نفس الأسئلة للمحلول الخارجى والذى له جهد أزموزى = - ١٦ بارز وآخر له جهد أزموزى - ٢٠ بارز .

٢ - ٥ ما هى الكمية الأزموزية الأكثر أهمية فى تحديد إتجاه الأزموزية ؟ إشرح .

٢ - ٦ الخلية أ لها جهد أزموزى - ١٥ بارز وغُمست فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز . الخلية ب لها جهد أزموزى - ٨ بارز غمست فى محلول جهده الأزموزى - ٦ بارز . وتُركت كل من الخليتين للوصول إلى حالة الإتزان فى المحلول الذى غمست فيه (لو فرض أن حجمها كبير) . ثم رُفعتا من المحلول وتم التصاقهما ببعض . ومع إفتراض عدم فقدهما للماء بالتبخر ، فى اى إتجاه ينتشر الماء ؟ لماذا ؟

٢ - ٧ لو أن محلول من NH_4Cl حُقن مباشرة إلى العصير الخلوى لخلية نباتية ، فإن العصير يصير أكثر حامضية ، إلا أن الخلية لو غُمست فى محلول NH_4Cl فإن العصير الخلوى يصير أكثر قاعدية . إشرح ذلك .

٢ - ٨ سلسلة من الخلايا كل منها له جهد أزموزى - ١٠ بارز ، وضعت بحيث غمست الخلية الطرفية فى محلول له جهد أزموزى - ١٠ بارز والأخرى فى محلول له جهد أزموزى - ٨ بارز . وحجم هذه المحاليل كبير جداً بالنسبة لحجم الخلايا . وقد منع التبخر ، هل يحدث تحرك للماء ؟ إشرح .

٢ - ٩ خلية لها جهد أزموزى - ١٢ بارز . تبخر منها الماء حتى أن الجدار الخلوى قد إنكمش للداخل لدرجة أن الخلية عُرضت لإجهاد مقداره - ٤ بارز . ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى وضغط الإمتلاء للخلية ؟

٢ - ١٠ خلايا أ ، ب ، جـ لهم جهود أزموزية - ٧ ، و - ١١ ، و - ٥ بارز على التوالى ، جزء من الخلية السفلية جـ غُمست فى محلول له جهد أزموزى - ٣ بارز وكانت جميع الخلايا الباقية بعيدة عن المحلول ، الذى كان حجمه كبير بالنسبة للخلايا

وقد منع التبخر من الخلايا . ما هو الجهد الأزموزى ، والجهد المائى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١١ لو غُمست جميع الخلايا الثلاث (فى السؤال ٢ - ١٠) فى محلول ما هو الجهد المائى ، والجهد الأزموزى ، وضغط الإمتلاء لكل خلية عند الاتزان ؟

٢ - ١٢ ما هو تأثير تحول النشا إلى سكر فى الخلية على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية الخلوية للمذابات على جهدها المائى ؟ ما هو تأثير زيادة نفاذية الأغشية للماء على جهدها المائى ؟

قراءات مقترحة

Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195–238.

Brown, R.W., and B.P. Van Haversen, eds. 1971. Psychrometry in water relations research. *Proceedings of the Symposium on Thermocouple Psychrometers.* Agr. Exp. Sta., Utah State University.

Fischer, R.A., and N.C. Turner. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:277–317.

Kozlowski, T.T., ed. 1968–1978. *Water Deficits and Plant Growth.* Vols. 1–5. New York: Academic Press.

Meidner, H., and D.W. Sheriff. 1976. *Water and Plants.* New York: Wiley.

Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationship.* New York: Academic Press.

Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water.* London: Edward Arnold.

Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research.* New York: Academic Press.

Wiebe, H.H. 1971. *Measurement of Plant and Soil Water Status.* Bull. 484. Agr. Exp. Sta., Utah State University.

الفصل الثالث



إمتصاص وانتقال الماء

Absorption and Translocation of Water

صورة ألكترونية دقيقة مجسمة لشعيرات الفجل الجذرية (Raphanus sativus)٠

From J.N.A. Lott.1976. A scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis,Mo: Mosby·

مهداة من : J.N.A. Lott, McMaster University



خلال دورة حياة النبات ، تُمتص كمية كبيرة من الماء باستمرار من التربة وتنتقل خلال النبات . إلا أن هذه الكمية الهائلة من الماء المُمتص تُفقد من النبات خلال النتح . إلا أن هناك كمية محدودة جداً من الماء تُستخدم فى العمليات الفسيولوجية تبقى داخل النبات .

فى هذا الفصل سوف ندرس امتصاص وانتقال الماء فى النظام النباتى . ومن السهل تناول صعود الماء داخل العشبيات والشجيرات النباتية ، إلا أنه من الصعب شرح كيفية صعود الماء إلى قمم الأشجار العملاقة . وكما سنرى فإن عملية صعود الماء تعتمد على خواص الماء الالتصاقية adhesive والارتباطية cohesive والاختلاف فى الجهود المائية من التربة إلى جميع الأوراق ثم إلى الجو . وبالرغم من أن الماء فيزيقيا ينتقل إلى أعلى الأشجار [فى بعض الأحيان قد يصل الارتفاع إلى ٤٠٠ قدم] إلا أنه ينساب مع انحدار تدرج الطاقة . وتدرج جهد الماء يتأثر بالعديد من العوامل خاصة تلك الخاصة بالتربة والجو .

عوامل التربة المؤثرة فى امتصاص الماء Soil Factors Affecting Absorption of Water

أهم عوامل التربة المؤثرة على امتصاص الماء هى الحرارة ، والجهد الأزموزى للمحلول ، والتهوية aeration ، وتركيز CO_2 ، وميسورية الماء availability of water . وبالرغم من أن الظروف الجوية ربما تؤثر أيضا ، إلا أن ظروف التربة بصفة عامة هى العوامل المحددة فى امتصاص الماء بواسطة الجذور .

الحرارة Temperature

حرارة التربة لها تأثير عميق على معدلات امتصاص الماء . ومنذ أكثر من مائتى عام فقد لوحظ أن النبات يمتص كمية قليلة من الماء عند درجات حرارة التربة المنخفضة ، إلا أن العلماء لم يفسروا هذه الظاهرة إلا حديثاً . يظهر أن التأثير المثبط لدرجة حرارة التربة المنخفضة على امتصاص الماء تظهر بطرق متعددة . عند درجات الحرارة المنخفضة فإن الماء يكون أكثر لزوجة ، ذلك العامل الذى يقلل من تحركه ، والسيتوبلازم أقل نفاذية للماء (39) ، ونمو الجذر يتوقف . والتأثير المرتبط لهذه العوامل يسبب نقص فى امتصاص الماء عند درجات الحرارة المنخفضة .

يمكن ملاحظة وإدراك هذا التأثير المثبط فى الصوب . لو وضعنا طبقة من الثلج المجروش على سطح التربة التى ينمو فيها نبات الكوليوس Coleus جيداً ولو أن جميع ظروف النتح

جيدة فإن النبات يذبل خلال ساعتين ، ولو أذيل الثلج فإن النبات يستعيد امتلاءه فى خلال ساعة .

الجهد الأزموزى لمحلول التربة Osmotic Potential of Soil Solution

من المعروف أن امتصاص الماء يتم عن طريق تدرج الجهد المائى الذى يظهر بين محلول التربة والعصير الخلوى لخلايا الجذر ، ويمكننا تفهم لماذا الجهد الأزموزى (تركيز الملح) لمحلول التربة يلعب دوراً مهماً فى امتصاص الماء . فى الحقيقة لو أن الجهد المائى لمحلول التربة أكثر سالبية عن ذلك للعصير الخلوى لخلايا الجذر فإن الماء يتحرك من داخل النبات بدلاً من امتصاصه له .

بعض النباتات (النباتات التى تعيش فى المناطق الملحية halophytes)أكثر احتمالاً للتركيز العالى للأملاح فى محلول التربة عن البعض الآخر . ويجب أن نذكر أن الجهد الأزموزى للعصير الخلوى للنباتات المقاومة للملوحة ربما تكون أكثر سالبية عن تلك التى توجد فى النباتات الأخرى .

التهوية Aeration

عند تشبع حقل الدخان بماء المطر ثم تعرضه لضوء الشمس الساطع ، فإن أوراق نبات الدخان فى كثير من الحالات تصبح فى حالة ذبول فى مدة وجيزة (26) . ويطلق مزارعو الدخان على هذه الظاهرة « الهدل » "flopping" . وظاهرة التهدل هذه لأوراق الدخان تكون أكثر شدة تحت ظروف الصرف الرديئة وتحدث نتيجة لإعاقة امتصاص النبات للماء نتيجة لإحلال الماء فى التربة محل الغازات الموجودة بها وبالتالى تعيش الجذور فى جو ردىء التهوية . وعندما يحدث النتح بمعدل عالى تحت ظروف سطوع ضوء الشمس فإن التأثير المشترك لمعدل زيادة معدل البخر وإعاقة امتصاص الماء يؤديان إلى النقص الشديد للماء فى النبات water deficit .

كما أن نمو الجذور والتحولات الغذائية تُعاق تحت ظروف نقص أوكسجين التربة . وبالرغم من أن منع وإعاقة نمو الجذر لا بد أن يكون له تأثير على امتصاص الماء تحت ظروف إطالة فترة عدم التهوية فإن التأثيرات السريعة لا بد أن تكون غير ذى قيمة . وبالرغم من أن نقص التحولات الغذائية فى الجذر ، وبالتالى قدرة الجذر على الحصول على الأملاح وتراكمها لا بد أن تؤثر على امتصاص الماء . تأثيراً معاكساً لانخفاض الأوكسجين على امتصاص الماء من المحتمل أيضا حدوثه .

تركيز ك أ٢ Concentration of Co_2

يبدو أن تراكم ك أ٢ فى التربة ذو تأثير أكثر تثبيطاً على امتصاص الماء عن ذلك الذى يحدثه نقص الأوكسجين . كما يبدو أيضا أن زيادة ك أ٢ تسبب زيادة فى لزوجة البروتوبلازم وبالتالى نقص فى نفاذية الجذر للماء (15, 34) والتى تؤدى بالطبع إلى نقص امتصاص الماء . وجد كرامر وجاكسون Kramer and Jackson (26) أن نباتات عباد الشمس والطماطم تذبل بسرعة عندما يحل CO_2 محل هواء التربة أكثر منه عند إحلال التربة بالنتروجين .

بالرغم من أن زيادة تركيز ك أ٢ فى جو التربة له تأثير مثبط على امتصاص الماء إلا أن المعلومات المتاحة عن ذلك تعتبر قليلة . كما أنه من المستبعد أن يتراكم ك أ٢ بتركيز سام فى جو التربة تحت ظروف الحقل العادية .

ميسورية الماء Availability of Water

ليس كل الماء الموجود فى التربة فى متناول النبات . ولما كان ماء التربة فى المناطق نصف الرطبة حول المجموع الجذرى يتناقص فإن امتصاص النبات للماء يصبح صعباً شيئاً فشيئاً والذى يرجع إلى نقص تدرج الانتشار . وأخيراً فإن العوامل الفيزيقية التى تربط الماء بالتربة تصبح أقوى من العوامل الفيزيقية التى تصاحب امتصاص النبات للماء .

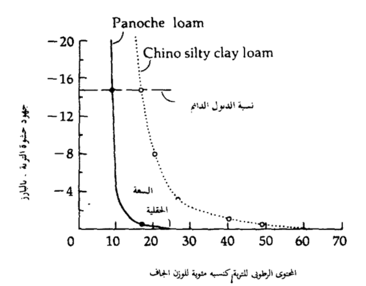
وقبل أن نتناول علاقة النبات بالماء فلا بد من شرح الإصطلاحات التالية : « السعة الحقلية » ''field capacity'' ، و « نسبة الذبول الدائم »[1] ''permanent wilting (PWP) percentage' . الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ''tatal soil moisture stress'' (TSMS) . وقد عرف كرامر Kramer (24) السعة الحقلية بأنها محتوى التربة للماء عقب توقف صرف الماء الزائد منها مباشرة والذى يحدث عقب تشبعها بالماء « أى بعد صرف الماء الزائد الذى يخضع لقوى الجاذبية الأرضية تاركاً الماء الذى يرتبط بالقوى الفيزيقية بحبيبات التربة » . أما « نسبة الذبول الدائم » فهى النسبة المئوية لماء التربة المتبقى عندما تظهر أوراق النباتات النامية أولى علامات الذبول الدائم (أى أنه ماء التربة الذى لا يستطيع النبات امتصاصه) . والذبول الدائم يعنى عدم قدرة الأوراق لاستعادة امتلائها عندما توضع فى جوء مشبع بالماء .

وقد عرف وادلى وأيرز Wadleigh and Ayers (46) « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » بأنه مجموع الجهد الأزموزى لمحلول التربة والإجهاد الرطوبى لرطوبة التربة . ونحن نعنى بالإجهاد

---

(١) قد يعبر عنها أحياناً بنقطة الذبول الدائم Permanent wilting point .

الرطوبى للتربة تلك القوى التى تمسك الماء بالتربة وهى قوى : الجذب gravitational والإدمصاصية adsorptive والهيدروإستاتيكية hydrostatic[1] . شكل ٣ - ١ يوضح السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائمة للتربة الطينية Clay والتربة الطميية loam .



شكل ٣ - ١ : جهود الحشوة للتربة الرمل طميية sandy loam ، والطين طميية clay loam بالنسبة لمحتواها المائى

Data for Panoche loam from C.H. Wadleigh et al. 1946. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 925; data for Chino loam from L.A. Richards and L.R. Weaver. 1944. J. Agr. Res. 69:215.

وقد أظهرت الأبحاث التى أجريت خلال مطلع القرن العشرين أن السعة الحقلية ونسبة الذبول الدائم يختلفان باختلاف أنواع التربة . فالتباين الشديد يمكن ملاحظته فى نوعى التربة الطينية والرملية ، فعلى سبيل المثال فالتربة الطينية ذات سعة حقلية عالية ونسبة ذبول عالية أيضاً بمقارنتها بالتربة الرملية . إلا أن العلماء يعتقدون أيضاً أن السعة الحقلية ونسبة الذبول هى من ثوابت رطوبة التربة لكل نوع من التربة . وبالرغم من أن هذه حقيقة لا تدع مجالاً للشك بالنسبة للسعة الحقلية إلا أنها محل جدال فى نسبة الذبول الدائمة . حيث أن نسبة الذبول الدائمة تختلف باختلاف النباتات المستخدمة . فقد أوضح سلاتير Slatyer(36) أن عوامل أزموزية النبات هى المحددة لنسبة الذبول الدائمة للتربة عن عوامل التربة نفسها فأوراق نباتات الرطوبة الوسطية (نصف الرطبة mesophytic) لها جهد أزموزى يساوى - ٢٠ بارزبينما أوراق نباتات « الملوحة » ''halophytes''[2] لها جهد أزموزى يزيد عن

(١) أى قوى اتزان الماء (السوائل) .

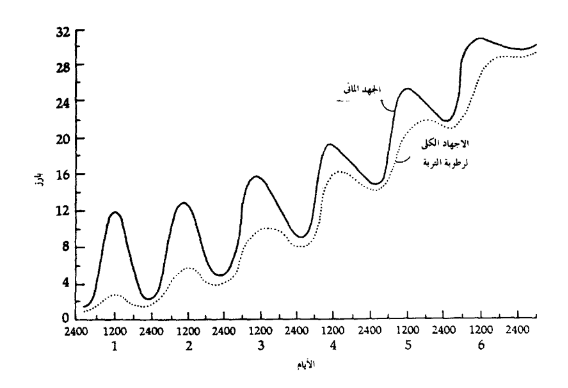
(٢) أى النباتات التى تعيش تحت ظروف ملوحة عالية .

– ٢٠٠ بارز (21) . وهذا الفرق الكبير فى الجهود الأزموزية ما هو إلا دليل على الاختلاف الكبير بين قدرات مختلف النباتات لامتصاص الماء من التربة . وبمعنى آخر فإن نسبة الذبول الدائمة للتربة تعتمد على علاقة النبات بالماء الداخلى والتى تتعلق على قدراته فى امتصاص الماء من التربة ولكن لا تعتمد نسبة الذبول الدائم كما كان يعتقد قديماً على ثابت نسبة الرطوبة أى أن هذه النسبة ليست ثابتة فى نوع تربة ما ولكنها تختلف فى نفس التربة باختلاف النباتات المستخدمة من حيث قدراتها على امتصاص الماء .

خلال النهار حيث ينضب الماء القريب من سطح الجذر ، فإن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » يزداد (أنظر شكل ٣ – ٢) إلا أن هذا الإجهاد يتناقص خلال الليل (أى الشفاء الليلى) حيث يتحرك الماء من باقى أجزاء التربة البعيدة إلى سطح الجذر . والجهد المائى للنبات يتبع نفس الشيء فهو أكثر سالبية خلال النهار وأقل سالبية خلال الليل . إلا أن الجهد المائى للنبات يظل دائماً أكثر سالبية عن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » هذا إذا ما قدر للماء فى الدخول إلى النبات عن خروجه منه . وعندما تجف التربة لبضعة أيام ، فإن الإجهاد الكلى لرطوبة التربة والجهد المائى للنبات يصبحان بالتدريج أكثر سالبية .

وكما أمكننا أن نخمن بالتدرج الذى يظهر فى سالبية الجهود المائية أثناء النهار المعقوب بالتدرج الأقل أثناء الليل فإن ذلك يؤدى إلى نقص امتلاء الأوراق . وفى النهاية فإن النقطة قد وصلت إلى حد أن « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة » قد وصل إلى مستوى يساوى فى مقدارها إلى الجهد الأزموزى لأوراق النبات (وقد افترضنا هذه عند – ١٤ بارز) . وشفاء الامتلاء عند هذا المستوى غير ممكن بسبب أن اتزان جهد الماء والإجهاد الكلى لرطوبة التربة الموجودة أثناء الليل ما هو إلا الجهد المائى الذى يسمح فقط بضغط امتلاء يساوى صفراً . ويحدث عند هذه النقطة « نسبة الذبول الدائمة » ويمكننا إعادة تعريف نقطة الذبول حينئذ أنها كمية الماء الموجودة عندما يتزن كل من الجهد المائى للنبات مع الإجهاد الكلى لرطوبة التربة ، وعندما يكون ضغط امتلاء أوراق النبات يساوى صفراً (37, 38) .

وبالرغم من أن الماء لا يكون ميسوراً عندما يكون مستواه أعلى من السعة الحقلية أو أقل من نسبة الذبول الدائم ، إلا أن النبات ربما يستطيع امتصاص بعض الماء تحت هذه الظروف (20,36,37,38) . إلا أن نمو النبات يقل بشدة عند مستوى نسبة الذبول الدائمة ويموت خلال حدوث الجفاف ما لم يضاف الماء للتربة (وبالتالى إقلال « الإجهاد الكلى لرطوبة التربة »).



شكل ٣ - ٢ : التغير اليومى فى الجهد المائى للنبات والإجهاد الكلى لرطوبة التربة عندما تجف التربة بالتدريج بالنسبة للسعة الحقلية .

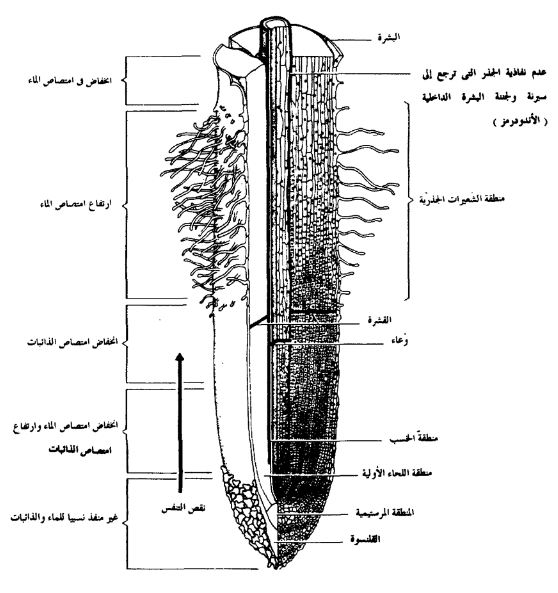
عن : R.O. Slatyer.1957. Bot. Rev. 23.585.

إمتصاص الماء Absorption of Water

تحت الظروف الطبيعية فإن الماء الممتص بواسطة النباتات الجذرية يتم عن طريق المجموع الجذرى . وأكثر مناطق الجذر الحديث امتصاصاً للماء هى منطقة الشعيرات الجذرية - (أنظر شكل ٣ - ٣) . وينتشر الماء إلى الشعيرات الجذرية من الدرجة الأقل إلى الخلايا الأخرى للبشرة كنتيجة للتدرج فى الجهد المائى . وكلما ظل الجهد المائى للعصير الخلوى لخلايا الجذر أكثر سالبية عن ذلك لمحلول التربة ، فإن الماء يستمر فى الدخول إلى الخلية . والزيادة فى تركيز المذيبات فى الخلايا أو النقص فى ضغط امتلائها سوف يسببان سالبية أكثر للجهد المائى الذى ينشأ فى العصير الخلوى . ونتيجة لذلك فإن امتصاص الماء يزداد . وبالتالى فإن معظم الماء الممتص يحدث خلال وساطة الميكانيكيات الأزموزية .

ولما كان المجموع الجذرى للنباتات المختلفة ربما يختلف اختلافاً كبيراً فى المظهر وفى امتداده داخل التربة ، لذلك فلا يوجد أدنى شك فى الإختلاف الشديد فى قدرات الجذور على امتصاص الماء . بعض النباتات لها جذور تمتد عميقة داخل التربة ، والبعض الآخر

مجموع جذرى كثيف شبكى من تفرعات الجذور والتى لا تخترق بعمق ولكنها تغطى مساحة كبيرة من التربة السطحية غير العميقة .



شكل ٣ - ٣ : مناطق الجذر المشتركة فى امتصاص الماء والناقلة له .

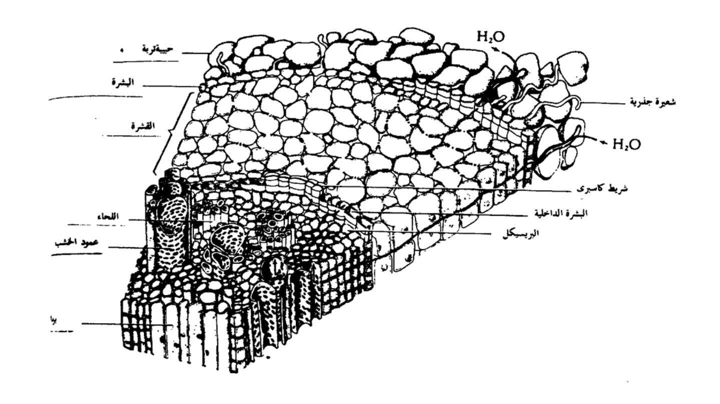
منطقة الشعيرات الجذرية هى المنطقة الجذرية التى يحدث خلالها معظم الماء الممتص - وبمعنى آخر فهى المنطقة الأكثر نفاذية . والشعيرات الجذرية ذات تركيب رهيف وفى العادة ذات عمر قصير (تعيش لمدة أقل من يومين) . والشعيرات الجذرية الدائمة ، وهذه نادرة الحدوث ، يمكن ملاحظتها فى بعض الأنواع النباتية (8) ، مثل هذه الشعيرات تتغلظ جدرها وإلى حد ما تتلجنن وتتسبرن مع التقدم فى العمر ، تلك العوامل التى تؤدى إلى تحديد قابليتها لامتصاص الماء .

وفى المجموع الجذرى النامى ، يوجد عدد كبير من القمم النامية ومن خلالها يتم إمتصاص الماء . وقمم الجذور هى مناطق النمو فى الجذر . وفى الأنسجة الأكبر عمراً للجذر ببضع ملليمترات من القمة فإن تغليظ ثانوى يحدث حيث ينشأ سبرنة فى خلايا طبقة البيريدرم periderm ، حيث تُعاق النفاذية بهذه الطبقة ، وبالتالى فإن معظم المجموع الجذرى للنبات لا يستطيع إمتصاص الماء بكفاءة .

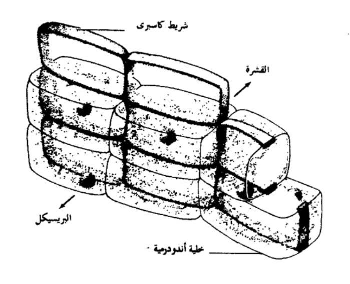
وبالرغم من أن معظم كفاءة إمتصاص الماء تأخذ طريقها عن طريق القمة غير المسبرنة إلا أنه تحت ظروف معينة فإن كمية من الماء يمكن أن تمتص بواسطة المنطقة المسبرنة للجذر (23) . والعديد من الباحثين (23) قد أوضحوا أن نسبة قليلة جداً فقط من المجموع الجذرى لأشجار معينة لا تتسبرن مما يجعلها تُمد بكمية كافية من الماء التى تحتاجه . وقد لاحظت Addoms (1) أن الجذور المسبرنة لنبات الحور الأصفر (Liriodendron tulipifera) yellow poplar ، والصمغ الحلو sweet gum (liquidambar styraciflua) والصنوبر قصير الورق shortleaf pine (Pinus echinate Mill) تمتص محلول الصبغة . وقد أوضحت أنه توجد ثلاث فتحات لدخول الماء خلال الجذور المسبرنة : العديسات lenticles ، والكسور حول الأفرع الجذرية breaks around branch roots ، والجروح wounds . والقدرة على امتصاص الماء بواسطة مناطق الجذور المسبرنة للنباتات المختلفة من الممكن أنها ترجع للإمتداد الذى يمكن أن يمتد إليه التركيب التشريحى الذى يسمح بتكوين تلك الممرات التى تسمح بدخول الماء .

مسار تحرك الماء خلال الجذر Path of Water Movement Through Root

يُمتص الماء بواسطة الشعيرات الجذرية وخلايا البشرة الأخرى القريبة من منطقة الشعيرات الجذرية ثم يتحرك الماء من هذه الخلايا خلال أنسجة القشرة ، ثم إلى البشرة الداخلية (الأندودرمز) ثم إلى البريسيكل وفى النهاية إلى الخشب (أنظر شكل ٣ - ٤) . الكمية الكبرى من الماء الممتص بواسطة الشعيرات الجذرية تتحرك خلال جدر خلايا القشرة . وتحرك الماء خلال جدر خلايا البشرة الداخلية يمتنع لوجود شريط كاسبرى Casparian Strip ، شريط السوبرين على الأسطح الداخلية للجدر الأولية العرضية والشعاعية لخلايا البشرة الداخلية (أندودرمس) (شكل ٣ - ٥) . يتحرك الماء إلى خلايا البشرة الداخلية خلال التدرج الأزموزى إلى البريسيكل ثم إلى الخلايا الموصلة للخشب . نسيج الخشب للجذور يتصل مباشرة بنسيج الخشب فى الساق . ولذلك يتحرك الماء من الجذر إلى الساق .



شكل ٣ - ٤ : قطاع عرضى فى الجذر خلال منطقة الشعيرات يبين مرور الماء من التربة إلى الخشب .



شكل ٣ - ٥ : البشرة الداخلية (الأندودرمز) وتنظيم شريط كاسبرى

نسيج الخشب تشريحياً Anatomy of Xylem Tissue

قد أدرك العلماء منذ أكثر من مائة عام أن نسيج الخشب هوالنسيج الذى يمر فيه الماء وينتقل إلى أجزاء النبات المختلفة . ويكون نسيج الخشب العديد من الخلايا المتباينة ، الحى منها والغير حى . ومن هذه الخلايا عناصر القصيبات[١] tracheary elments الأكثر سيادة والتى من خلالها ينتقل جميع الماء عملياً . كما يوجد فى نسيج الخشب أيضاً ألياف الخشب (sclerenchyma) والخلايا البرنشيمية الحية .

القصيبات والأوعية Tracheids and Vessels :

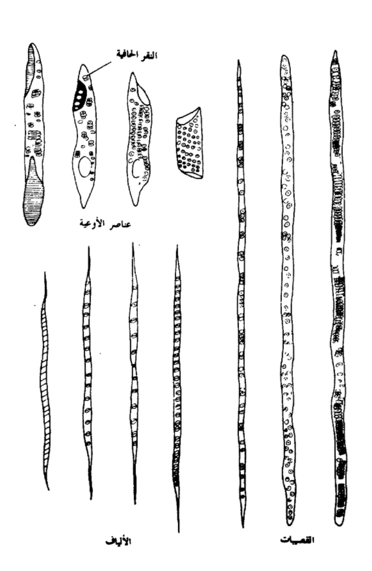
عناصر الأوعية والقصيبات هى تلك الخلايا الأكثر إشتراكاً فى نقل الماء (أنظر شكل ٣ - ٦) . كلاهما مستطيلتين تقريباً ولهما جدر ثانوية ملجننة ، وهما خلايا ميتة عند تمام نضجهما واضطلاعهما بوظيفتهما ، وبالتالى ليس لهما بروتوبلازم داخل تجويف الخلية - مما يساعد على كفاءة نقل كميات كبيرة من الماء نسبياً . ومن مميزات عناصر الأوعية أن أطرافها مثقوبة ، إلا أن ذلك غير موجود فى القصيبات ، حيث أن القصيبات لها نقرحافية bordered pits . وفى عناصر القصيبات المتقدمة فى النضج فإن نهايات الجدر ربما تختفى بالكامل وبالتالى لا تترك شيئاً يعوق مرور الماء خلال الخلايا .

ولو أخذنا عدداً كبيراً من عناصر الأوعية ولصقنا نهايات بعضها ببعض فإننا نحصل على تركيب أنبوبى طويل ، ذلك التركيب الناشىء من سلسلة التصاق عناصر الأوعية عن طريق نهايات جدرها يُسمى العمود الوعائى « أو الأنبوب الوعائى » أو عمود الخشب (أنظر شكل ٣ - ٧) . ذلك النسيج الوعائى من الخشب يكون شبكة من الأعمدة التى تمتد إلى جميع مناطق النبات وتمد جميع الخلايا الحية فى النبات باحتياجاتها المائية . هذه الشبكة لها أهميتها الكبرى للنبات ، ليس فقط من حيث استمرار الامتلاء ، ولكن أيضاً لازمة لانتقال المركبات الأخرى التى تُحمل من خلية إلى أخرى مع تحرك الماء (على سبيل المثال العناصر المعدنية الأساسية) .

والنظام الوعائى هو النظام الأساسى لانتقال الماء فى النباتات الزهرية angiosperms . إلا أن الأوعية لا توجد فى المخروطيات Conifers والتى تكون فيها القصيبات الطريق الأساسى لانتقال الماء (أنظر شكل ٣ - ٨) . والقصيبات ما هى إلا خلايا طويلة

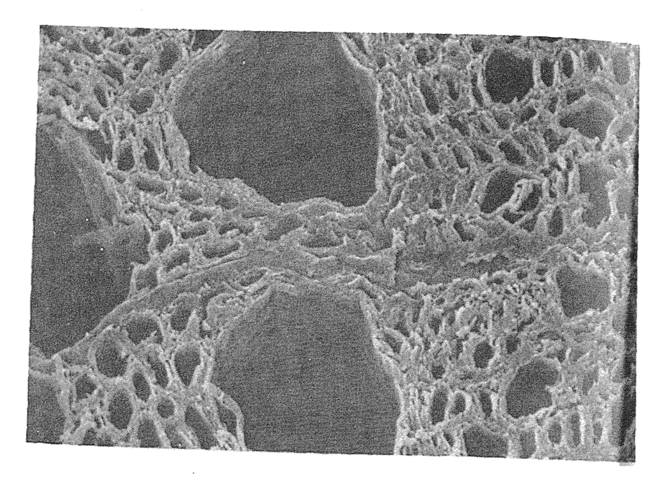
(١) يقصد بها عنصران الأوعية والقصيبات .

مغزلية الشكل ذات نهايات جدر منحدرة وتلتحم تلك النهايات ببعضها البعض وأيضاً من خلال النقر الحافية لتكوين طريق مستمر لتحرك الماء . وانتقال الماء وتحركه فى القصيبات يقابل بمقاومة أكثر بالمقارنة بالنظام الوعائى ، وبالرغم من ذلك فإن تدفق الماء لا يتوقف فى الأشجار العالية ، والعديد منها من المخروطيات وجميعها بالطبع لا يوجد بها أوعية . وفى شكل ٣ – ٨ نمو الخشب الثانوى واضح فى إنتاج الحلقات الحولية (الحلقات السنوية annual rings) ، والخشب الربيعى يتكون من حبيبات لها تجاويف كبيرة وجدر ثانوية رقيقة ، وبالعكس الخشب الصيفى يتميز بخلايا ذات تجاويف صغيرة وجدر ثانوية سميكة جداً . ونمو القصيبات يتأثر مباشرة بظروف النمو الموسمية ، خاصة ميسورية الماء للنبات .



شكل ٣ – ٦ : عناصر الأوعية . والقصيبات . وألياف الخشب التى توجد فى نسيج الخشب .

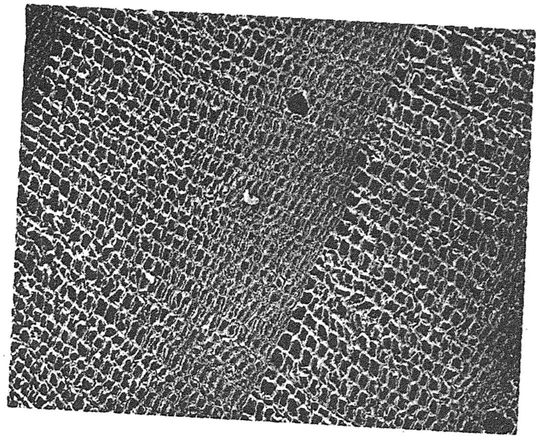
عن : K. Esau. 1958. Plant Anatomy. New York: John Wiley & Sons, Inc. Reproduced by permission.



شكل ٣ - ٧ : صورة ألكترونية دقيقة مجسمة لخشب البلوط تبين الأوعية فى الخشب الصيفى والخشب الربيعى . الخشب الربيعى له أوعية ذات أقطار كبيرة .

عن : **J.N.A. Lott. 1976. A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis. Mo.:Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.**

بالرغم من أن الأوعية والقصيبات تنتظم فى النبات فى الإتجاه الرأسى على طول المحور الرأسى للنبات ، وبالطبع فإن الماء يتحرك بصورة أساسية فى الإتجاه الرأسى ، إلا أن تحرك الماء يمكن أن يكون عرضياً . فالعديد من النقر التى يمكن للماء أن يتحرك خلالها خارج الجدر الجانبية لعناصر الأوعية والقصيبات . وحيث أن الخلايا ترقد فوق بعضها البعض بصفة عامة ، فإن النقر توجد فى ازدواج ولذلك تُسمى بالنقر الزوجية pit pairs . ولما كانت تلك النقر توجد متجاورة لبعضها البعض فإن الماء يمكن أن يمر من خلية إلى أخرى جانبياً . ولما كانت تلك النقر الزوجية يمكن أن تحدث بين عنصرين وعائيين ، وأيضاً بين قصبتين ، أو بين القصبة وعنصر وعائى ، كما يحدث بين القصيبات أو عنصر وعائى والخلايا البرنشيمية الحية ، وهكذا بالتالى يمكن للماء أن يتوزع بسهولة خلال جميع الأنسجة فى النبات .



شكل ٣ - ٨ : صورة ألكترونية مجسمة دقيقة لتنوب دوجلاس Douglas fir (Pseudotsuga menziesii) الخشب الثانوى واضح فى الحلقة السنوية (الحولية) . الخشب الربيعى يحتوى على تجويف كبير وجدار ثانوى رقيق الخشب الصيفى يتكون من قصيبات ذات تجويف صغير وجدر ثانوية سميكة . لاحظ عمود الراتنج والشعاع .
عن J.N.A. Lott. 1976.A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants. St. Louis, Mo.: Mosby. Courtesy of J.N.A. Lott, Mc Master University.

ألياف الخشب Xylem Fibers :

ألياف الخشب هي خلايا طويلة رقيقة مستدقة لها جدر سميكة جداً مللجننة وتموت عند النضج . والوظيفة الأولى لألياف الخشب هي الدعامة support وقد يكون من المشكوك فيه أنها تدخل فى نقل أى كمية من الماء خلال هذه الخلايا . ومع ذلك فمن المحتمل أن يمر بعض الماء خلال ألياف الخشب حيث أنها ملتصقة بعضها البعض ومع القصيبات وعناصر الأوعية من خلال النقر الزوجية .

برنشيمة الخشب Xylam parenchyma :

ربما توجد الخلايا البرنشيمية الحية مبعثرة فى الخلايا الموصلة أو كمكون لشعاع الخشب Xylem rays ولذلك تنسب إلى هذه الخلايا وتسمى ببرنشيمة الخشب أو

البرنشيمة الشعاعية . ومن المرجح أن تكون وظيفة برنشيمة الخشب هى اختزان الغذاء ، حيث يتراكم النشا فى اتجاه نهاية موسم النمو ثم يتناقص أو يختفى خلال النشاط الكمبيومى وخلال موسم النمو الزهرى (14) . وأشعة الخشب البرنشيمية تسهل كثيراً من الإنتقال الجانبى للماء والمغذيات . والخلايا البرنشيمية للخشب ربما يكون لها دور حيوى كبير فى انتقال الماء . وسوف نشرح فى هذا الفصل هذا الموضوع بشيء من التفصيل .

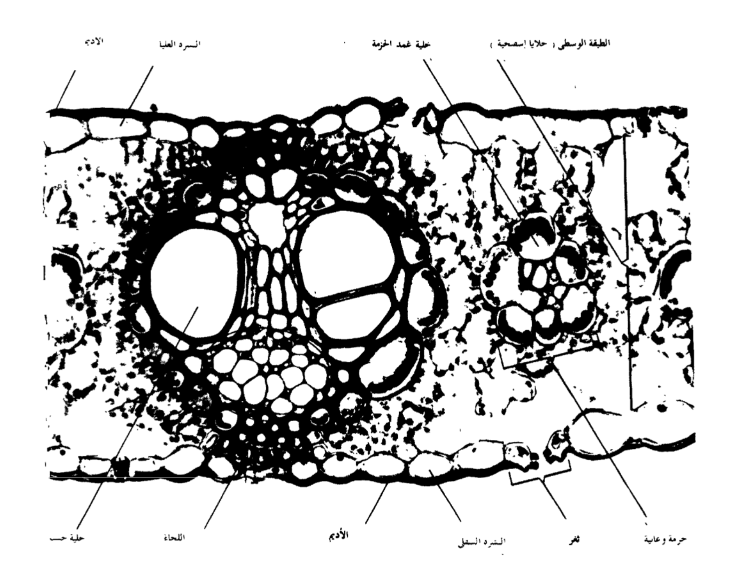
طريق انتقال الماء فى الورقة Path of Water Movement in leaf

يتشعب الخشب ثم يتشعب عدة مرات لتكوين شبكة معقدة من الأنسجة الموصلة للماء والتى تنتهى أخيراً فى العروق الدقيقة (أو الحزم الوعائية vascular bundles) للورقة (أنظر شكل ٣ — ٩) . وكما سنشرح فيما بعد فإن خلايا غمد الحزمة الوعائية bundle sheat cells تحيط بالحزم الوعائية كصفة مميزة للنباتات رباعية الكربون (C_4) وهى هامة فى تثبيت CO_2 . كما تختلف نباتات الفلقة الواحدة عن ذوات الفلقتين فى تركيب الطبقة الوسطية (الميزوفيل mesophyll) ، حيث تتكون هذه الطبقة فى[1] ذوات الفلقتين من خلايا برنشيمية عمادية (palisade parenchyma) والبرنشيمة الإسفنجيه (spongy parenchyma) ، أما أوراق ذوات الفلقة الواحدة فلا تظهر بها تلك الإختلافات البينة فى حجم وشكل خلايا الميزوفيل . يتحرك الماء من قصيبات عروق الورقة إلى خلايا الميزوفيل حيث يستخدم نسبة قليلة منه بواسطة الخلايا أما النسبة الكبرى منه فتتبخر على صورة بخار ماء من أسطح خلايا الميزوفيل إلى المسافات بين الخلوية (المسافات البينية) . نسبة كبيرة من بخار الماء هذا « يهرب » من الحجرة تحت الثغرية ثم من الثغر إلى الجو المحيط كنتيجة للإنحدار الشديد فى تدرج بخار الماء (أنظر شكل ٣ — ١٠) .

وفى النباتات السريعة النتح فإن أوعية الخشب والقصيبات تكون بصفة عامة تحت ظروف سالبية الضغط negative pressure ، أو تحت شد وإجهاد وتوتر . وبالرغم من أن معدل النتح يكون فى العادة مساوياً لمعدل الإمتصاص ، كما يدل شكل ٣ — ١١ ، إلا أنه تحت ظروف متباينة فإن النتح يمكن أن يتجاوز الإمتصاص . وقوى « الشفط » suction force تحدث بواسطة التحرك السريع لأعمدة الماء ، والتى تنتقل من الجذر والذى بدوره يجذب من التربة بواسطة الجذر . ويصبح الجهد المائى للعصير الخلوى أكثر سالبية حينما

---

(١) بالطبع كل من الخلايا العمادية والإسفنجية تحتوى على بلاستيدات خضراء .



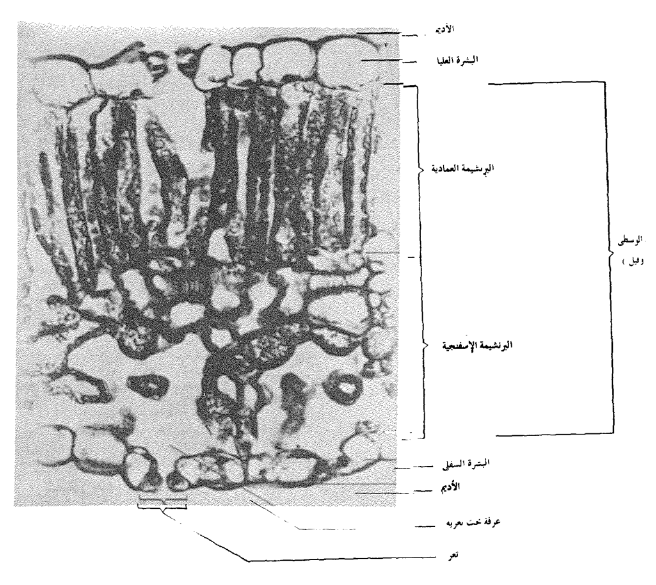
شكل ٣ – ٩ : قطاع عرضى لورقة ذات فلقة واحدة – الذرة (Zea mays) . لاحظ الحزمة الوعائية المغلقة المحاطة بخلايا غمد الحزمة الكبيرة .

مهداة من : C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

يخضع لزيادة سالبية الضغط (التوتر أو الإجهاد) ، وربما يمكن توضيح هذه العلاقة بالمعادلة التالية :

$$\psi_w = \psi_s + (-\psi_p)$$

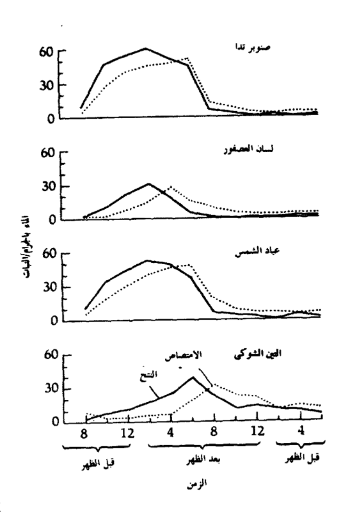
والنتيجة الطبيعية لزيادة سالبية الجهد المائى هى زيادة امتصاص الماء .



شكل ٣ — ١٠ : قطاع عرضى فى ورقة ذات فلقتين .

مهداة من : C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.

يحدث امتصاص الماء بالطريقة التى شرحت كنتيجة لنشاط النتح (transpiration) فى المجموع الخضرى ، والجذر يعمل كعضو ماص (كسطح ماص) . هذه الظاهرة قد أيدت بوضوح بالحقيقة حيث أن المجموع الخضرى يمكنه امتصاص الماء خلال الجذور الميتة وربما فى الحقيقة يحصل عليه بمعدل أسرع . أيضاً مقاومة الحصول على الماء بالجذور الحية ربما ترجع إلى الخلايا الحية للجذر (24) .



شكل ٣ – ١١ : معدلات النتح والإمتصاص (جرام/نبات) فى صنوبر تدا Loblolly pine[١] ، ولسان العصفور Ash[٢] وعباد الشمس sunflower[٣] ، والتين الشوكى[٤] (Opuntia) فى يوم صيفى حار صافى .
عن : P.J. Kramer.1937. Am. J. Bot. 24.10.

إمتصاص الماء بواسطة أجزاء النبات الهوائية Absorption of Water by Aerial Parts of Plant

إمتصاص الماء على صورتيه السائلة والبخارية تحدث بدرجة محدودة بواسطة الأجزاء الهوائية لمعظم النباتات . والدرجة التى يمتد إليها حدوث هذه الظاهرة ربما تتوقف على الجهد المائى لخلايا الورقة ونفاذية طبقة الأديم cutin layer (17) . على سبيل المثال قد وجد كل من روبرتس وسوثويك وبالميتر Roberts, Southwick and Palmiter 33 أن طبقة الأديم على أوراق تفاح مكنتوش McIntosh غير مستمرة ولكنها توجد فى صفائح متوازية مع الجدر الخارجية للبشرة[٥] . كما وجدوا خلال هذه الطبقات المبعثرة من الأديم طبقات متوازية لمواد

(١) الإسم العلمى لهذا النبات هو (pinus tacdal) ، (٢) Fraxinus Spp (٣) Helianthus annuus
(٤) يتبع العائلة Cactaceae (٥) أى لا تكون طبقة متصلة ولكنها فى صورة صفائح مبعثرة على سطح الورقة .

بكتينية pectinaceous material ذات قدرات امتصاص مائية جيدة . هذه المادة لا تتخلل فقط طبقة الأديم عند أسطح الورقة ولكنها تمتد رأسياً إلى امتداد التعريق داخل الورقة (أى تتخلل الأنسجة الداخلية للورقة) . لذلك فهى تكون ممر مستمر للماء من سطح الورقة إلى النسيج الوعائى . وبكل وضوح فإن نفاذية طبقة الأديم لورقة مكنتوش للماء هى بالطبع

يعتقد بعض الباحثين أن الماء الممتص بواسطة الأوراق يمكن أن ينتقل فى الاتجاه العكسى خلال النبات ويمكن أن ينتشر الماء من خلال الجذر إلى التربة . فقد أوضحت الدراسات التى قام بها كل من بريزيل Breazeale بمفرده أو مع ملك جورج Mc George (4,5,6,7) أن كلاً من نباتات الطماطم والذرة تستطيع أن تحرك الماء الممتص عن طريق الأوراق فى الاتجاه العكسى إلى التربة . هذا الاتجاه يمكن أن يحدث بالطبع وفقط عن طريق تدرج الجهد المائى المحبذ لهذا التحرك فى هذا الاتجاه .[1]

نظام المكون غير الحى ، ونظام المكون الحى (الأبوبلاست والسمبلاست)

Apoplast and Symplast

أول من أطلق هذين الاصطلاحين هو منخ Münch(30) فى دراساته على انسياب الماء والمحلول فى النبات . وقد وجد علماء النبات العصريين أن هذين الإصطلاحين مناسبان لشرح مرور وامتصاص وانتقال الماء والمحلول . وقد ذكرنا بالشرح أن الماء يمكن أن ينتقل عبر قشرة الجذر خلال نظام ارتباط الجدر الخلوية interconnecting cell walls وعبر المسافات بين الخلوية (المسافات البينية) قبل وصوله إلى شريط كاسبرى لجدر البشرة الداخلية (الأندودرمز) . ومن خلال الأندودرم والبريسيكل فإن الماء يبلل بالتالى جدر خلايا الخشب . وقد أطلق منخ Münch على الاتصال والاستمرارية الغير حية[2] والتى تتضمن جميع الخلايا غير الحية وجدر خلايا الخشب إصطلاح أبوبلاست apoplast[3] ، وبالتالى فقد اعتبر العلماء أن أبوبلاست apoplast ذلك النظام الذى يتضمن جميع الخلايا غير الحية وجميع الجدر والمسافات بين الخلوية فى الجذر والمجموع الخضرى (السيقان والأوراق) التى ينتقل عن طريقها الماء والذائبات . وبكل وضوح ولما كانت الخلايا الحية لا يشملها انتقال الماء بهذا النظام لذلك فلا يرجع ذلك الإنتقال إلى فعل الأزموزية المباشرة

---

(١) أى الاتجاه العكس من الأوراق ثم إلى الساق ثم إلى الجذر ثم إلى التربة .

(٢) المقصود بها هنا هو إستمرارية واتصال الماء عبر تلك الأجزاء غير الحية .

(٣) (apo تعنى بدون) و plast . المكون (أو الصورة)

ولكن يرجع ذلك إلى الفعل الشعرى capillary action أو كما فى الذائبات إلى الانتشار الحر .

تحرك الماء والذائبات إلى الخلايا الحية للنبات ترجع إلى الأزموزية (الماء) ، والانتشار الحر (الامتصاص السلبى للذائبات) أو الامتصاص النشط (الذائبات) . هذا الإستمرار الاتصالى الحى living continuum فى النبات يشمل البلازمودزماتا والعناصر التى تتخلل الغشاء السيتوبلازمى ، قد أطلق عليها منخ Munch السمبلاست Symplast ، هذا وسوف نتناول هذين النظامين فى الفصول القادمة التى تتناول امتصاص العناصر .

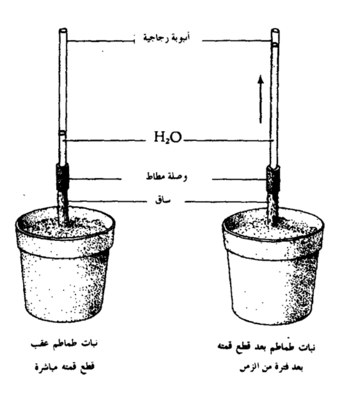
الماء الذى يمتص ينتقل من التربة إلى داخل النبات على طول تزايد سالبية تدرج الجهد الأزموزى – أى أن الماء ينتقل خلال بشرة وقشرة الجذر ثم إلى أعمدة الخشب بسبب زيادة تدرج الطاقة التى تظهر وتتولد بواسطة وكنتيجة التركيز النسبى للمذاب . وربما نتعجب ، عن كيفية ازدياد محتوى الخلايا الداخلية من الملح عن الخلايا الخارجية للجذر . إمتصاص وتراكم الملح بواسطة خلايا الجذر يحتاج إلى طاقة أيضية (أنظر الفصل السادس) . وقد اقترحت نظرية كرافت وبروير Crafts and Broyer (9) أن هناك نقص فى كل من O_2 وتدرج الطاقة وهناك زيادة فى تدرج CO_2 من القشرة إلى الأوعية stele (الخلايا الناقلة) . حينئذ لابد أن يكون النشاط الأيضى فى أقل مستوى فى الخلايا الداخلية فى منطقة أعمدة الخشب . ولما كان هناك احتياج للطاقة لتساعد على تراكم وجذب الملح ضد تدرج التركيز لذلك فإن الخلايا الموصلة على النقيض من خلايا القشرة التى تفضل فقد الذائب إلى أعلى . ولما كان الانتشار العكسى خلال شريط كاسبرى المانع من المستحيل ، لذلك فهناك فقد فى اتجاه واحد للملح إلى تجويف خلايا الخشب . ولا بد للماء أيضاً أن يسلك هذا الطريق فى مروره فى اتجاه واحد ولا بد أن ينتشر من محلول التربة ذا الجهد الأزموزى الأقل سالبية إلى العصير ذا الجهد الأزموزى الأكثر سالبية فى أعمدة الخشب للإسطوانة الوعائية .

إنتقال الماء Translocation of Water

الضغط الجذرى Root Pressure

جذوع الأشجار المتبقية بعد قطع مجموعها الخضرى وكذلك سيقان العشبيات المقطوع قممها الخضرية والمتصلة بالجذور عادة ما تعطى مظهراً مرئياً للضغط الجذرى . وربما نلاحظ عصير الخشب تحت تأثير هذا الضغط خارجاً من النهايات المقطوعة والمتبقية من تلك الجذوع . لو قطع نبات طماطم مروى جيداً ووضع على الجذع المتبقى أنبوبة مطاط محكمة التثبيت ووضع فى نهايتها أنبوبة زجاجية محتوية على

بعض الماء ثم نضع علامة على مستوى سطح الماء فى هذه الأنبوبة الزجاجية وتركها فترة من الزمن نلاحظ بعدها ارتفاع مستوى سطح الماء فى تلك الأنبوبة . شكل ٣ - ١٢ يوضح أن الماء يدفع إلى أعلى فى الأنبوبة الزجاجية.



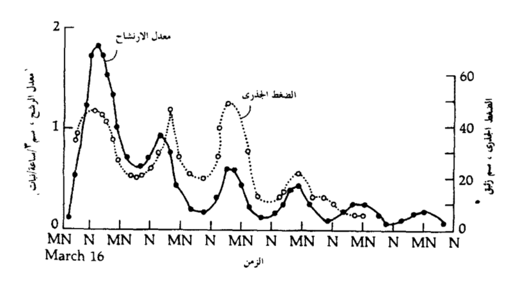
شكل ٣ - ١٢ : إثبات وإظهار الضغط الجذرى . لاحظ إرتفاع السائل (سوائل مرتشحة) فى الأنبوبة الزجاجية .

وقد عرف ستوكنج (40) Stocking/الضغط الجذرى بأنه الضغط الذى ينشأ فى عناصر القصيبيات للخشب والذى ينتج من النشاط الأيضى للجذور ، وبالتالى يوصف الضغط الجذرى بأنه عملية نشطة . وتحرك الماء إلى الساق نتيجة للضغط الجذرى يرجع إلى الميكانيكيات الأزموزية التى تتولد كنتيجة للإمتصاص النشط للملح بواسطة الجذور .

الضغط الجذرى والذى ينشأ نتيجة تراكم الذائب فى أعمدة الخشب ، يظهر أنه يتأثر بالعوامل التى تؤثر أيضاً على التنفس (على سبيل المثال الإجهاد الأوكسجينى oxygen tension والمخدرات (narcotics) والأكسين (auxin) ومثبطات التنفس respiration inhibitors) . وقد لاحظ العديد من الباحثين (18, 19, 35, 45,) تقلب يومى ذاتى

an autonomic diurnal flactuation فى الارتشاح الناشيء عن الضغط الجذرى . شكل ٣ – ١٣ يوضح مثلاً عن طبيعة الإيقاع للضغط الجذرى الإرتشاهى (exudations) . لاحظ الارتباط الشديد بين دورية الضغط الجذرى ومعدل الارتشاح والذى يمكن أن يعرف بأنه السرعة النسبية لانطلاق السائل عند السطح المقطوع للساق .

عند نزع قمم نباتات الطماطم وترك جزء من الساق متبقية مع الجذور ثم غُمست تلك الجذور فى محاليل ذات تركيزات مختلفة من الملح فإن تلك المعاملات تظهر معدلات ارتشاح مختلفة (2) ، حيث ينتج معدل ارتشاح منخفض عند وضع الجذور فى محاليل من الملح منخفضة التركيز .



شكل ٣ – ١٣ : التقلب اليومى فى معدل الارتشاح والضغط الجذرى لنباتات عباد الشمس مقطوعة القمة .
عن : Y.Vaadia 1961. Physiol. Plant. 13:701.

وقد اقترح فاديا (45) Vaadia أن التقلب اليومى فى معدلات الإرتشاح تكون بسبب الإنتقال الدورى للملح إلى الخشب ؛ وبكل وضوح هذه لابد أن تسبب دورية فى عظم الجهد الأزموزى لأعمدة الخشب ، والتى لابد أن يكون لها تأثير على التغير فى معدل امتصاص الماء بالنسبة للتغير فى تدرج الجهودَ الأزموزية .

لابد أن ننوه هنا أن امتصاص الماء بهذا الأسلوب لا يحتاج إلى بذل طاقة مباشرة ، والطاقة التى تبذل هنا هى فى امتصاص وتراكم الأملاح ، إلا أن الجهد المائى هو القوة الدافعة المسئولة عن امتصاص الماء .

حاول بعض الباحثين الأوائل فى شرح وتوضيح صعود الماء فى النبات بأنه نتيجة

الضغط الجذرى . إلا أن العلماء يعتقدون فى أن عظم هذا الضغط غير كاف لدفع الماء إلى الإرتفاعات الشاهقة فى معظم الأشجار . وبالرغم من أن الباحثين قد لاحظوا قيماً أكثر من ٦ ضغط جوى (48) ، إلا أن الضغوط الجذرية الأعلى من ٢ ضغط جوى نادراً ما يتم الحصول عليها . وفى الحقيقة فإن الضغط الجذرى تحت أى قيم غائب بالكامل فى المخروطيات التى تضم أعلى الأشجار العملاقة . بالإضافة فإن تقدير قابلية الضغط فى دفع الماء إلى الإرتفاع المناسب لا يأخذ فى الحسبان مقاومة الإحتكاك فى مرور الماء خلال أعمدة الخشب .

سبب آخر عن احتمال عدم كون الضغط الجذرى هو العامل الأساسى فى صعود الماء فى النبات هو أن معدلات الإرتشاح exudation تكون فى العادة أبطأ عن المعدلات العادية للنتح . وأيضاً عصير الخشب تحت الظروف العادية يكون بصفة عامة تحت إجهاد وتوتر وجذب بدلاً من الضغط ، تلك الملاحظة التى حسمت التضارب فى أن الضغط الجذرى ليس العامل الأساسى الهام فى انتقال الماء . ومع ذلك يجدر بنا أن ننوه هنا أنه عندما تكون ظروف النتح ضعيفة ، ربما يكون الضغط الجذرى هو العامل الهام فى تحرك الماء . فى بعض النباتات يفقد الماء على الصورة السائلة ، كما هو الحال فى الإدماع guttation ، تلك الظاهرة التى تتسبب عن الضغط الجذرى ، والتى غالباً ما تلاحظ تحت الظروف الغير مُشَجعة للنتح[1] .

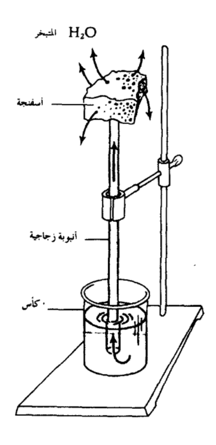
النظرية الحيوية Vital Theory

إعتقد الباحثون الأوائل أن صعود الماء فى النبات يقع تحت تأثير « الأنشطة الحيوية » "vital activites" فى الساق . هذا الإعتقاد بنى على أساس أن الخلايا الحية توجد فى أنسجة الخشب (برنشيمة الخشب وخلايا الخشب الشعاعية) كحقيقة واقعة . إلا أن التجارب التى أجراها (41,42) سترسبرجر Strasburger وآخرون أدت إلى استبعاد النظرية الحيوية لإنتقال الماء بواسطة علماء النبات المعاصرين . على سبيل المثال وجد سترسبرجر Strasburger أن السيقان التى قتلت خلاياها الحية بواسطة امتصاص السموم مازالت قادرة على نقل الماء .

(١) أى عند غلق الثغور ليلاً فى الليالى الدافئة .

نظرية الشد المتماسك Cohesion- Tension Theory

لو أحضرنا أنبوبة زجاجية طويلة مفتوحة الطرفين ومُلئت بالماء ثم ثُبتت على طرفها العلوى إسفنجة مبللة بالماء وغُمس طرفها السفلى فى كأس به ماء ، ويلاحظ هنا أن هناك اتصال مستمر فى كل من الإسفنجة والأنبوبة الزجاجية والكأس دون أى انقطاع لإتصال الماء فى هذا النظام (أنظر شكل ٣ - ١٤) ، فإن أى فقد للماء بالبخر فى الإسفنجة يسحب محله ماءاً من عمود الماء فى الأنبوبة الزجاجية والتى بدورها تسحب ماءاً من الكأس ، ويمكن إسراع تلك العملية بوضع الإسفنجة تحت تيار هواء مروحة أو بوضع لمبة حرارية فوق الإسفنجة أو بالإثنين معاً حيث يزداد معدل البخر من سطح الإسفنجة تحت ظروف تيار الهواء الجاف نسبياً ومع ارتفاع حرارة الجو المحيط بالإسفنجة . ومعدل صعود الماء فى الأنبوبة الزجاجية يتناسب طردياً مع معدل البخر من الإسفنجة .



شكل ٣ - ١٤ : تجربة توضح نظرية الشد المتماسك . الماء المتبخر من سطح الأسفنجة يحل محله ماء من الأنبوبة الزجاجية والتى بدورها تحصل على الماء من الكأس ليعادل مافقدته من ماء .

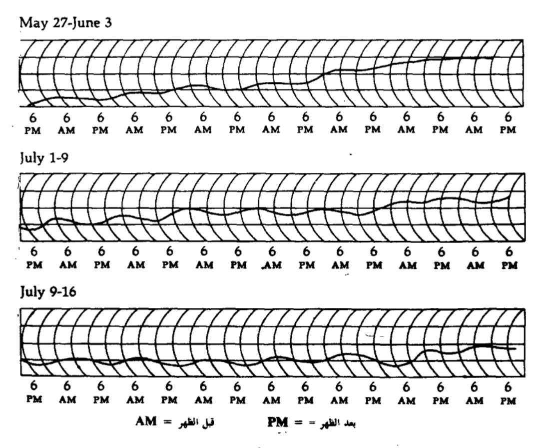
كيف يكون محتملاً فى دفع الماء إلى الأنبوبة الزجاجية دون أن يحدث انقطاع لعمود الماء ؟ وكيف يندفع عمود الماء إلى أعلى على جدار الأنبوبة الزجاجية بالرغم من أن هذا العمود من الماء يقع تحت تأثير شد داخلى من المفروض أن يعاكس صعود الماء ؟ وللإجابة على هذين السؤالين لا بد أن نتفهم صفات الماء التماسكية cohesive واللاصقة adhesive . تتماسك جزيئات الماء بعضها البعض وفى نفس الوقت تتماسك مع جدار الأنبوبة الزجاجية . لذلك لا ينقطع عمود الماء ما لم تتغلب قوى الجذب داخل العمود على قوى التماسك والإلتصاق فى العمود أو انقطاع العمود بالهواء .

دعنا الآن نقارن بين هذا المثال الفيزيائى مع النبات الذى ينمو تحت ظروف التربة الطبيعية . يمكننا تشبيه ماء الكأس بماء التربة ، كما يمكن تشبيه الأنبوبة الزجاجية إلى حد ما بالنسيج الوعائى الناقل للماء فى النبات (حيث تعتبر الأوعية أكثر شبهاً فى هذا المقام) كما يتشابه السطح المبخر للإسفنجة مع السطح المبخر للنسيج الوسطى للورقة النباتية . ولو افترضنا عدم انقطاع عمود الماء الواصل بين ماء التربة وداخل الجذر وخلال أعمدة الماء فى الساق حتى الأوراق وهذه حقيقة ، لأدركنا كيفية انتقال الماء من التربة إلى الأسطح العالية فى النبات عكس الجاذبية الأرضية لأن الماء لا يصعد إلى أعلى إلا بقوى شد أو جذب من أعلى (أو بقوى دفع من أسفل وهذا غير وارد فى مثلنا هذا حيث أن الماء يصعد بقوى الشد والجذب من أعلى) . وكلما تبخر الماء من خلايا النسيج الأوسط للورقة فإن ذلك يسبب نقص فى الجهود المائية (أى يجعله أكثر سالبية) لخلايا النسيج الأوسط للورقة الملاصقة مباشرة لحيز الهواء حول الورقة . والماء المفقود عن طريق أسطح الخلية يحل محله ماء يتحرك من خلية إلى أخرى داخل النسيج الأوسط على طول تدرج الجهد المائى المحبذ لهذا الاتجاه . وفى النهاية فإن تحرك الماء داخل الورقة يعتمد على انتقال الماء من عناصر الخشب فى العروق الورقية وبالتالى يسبب جذب أو يضع الماء فى نسيج الخشب تحت تأثير حالة من الشد من أسفل . هذه الحالة من الشد تستمر خلال عمود الماء غير المقطوع أى عمود الماء المستمر الإتصال (الذى يرجع إلى الخاصية التماسكية اللاصقة للماء) من الأوراق إلى المجموع الجذرى . والجهد المائى فى الخلايا الحية للمجموع الجذرى على طول الجدر الخلوية يصبح أكثر سالبية بالنسبة إلى الجهد المائى للتربة وبالتالى تنشيط وتشجيع الإمتصاص .

هل لدينا أى ملاحظات تدل على أن محتوى الأوعية الخشبية يقع تحت تأثير شد فى النباتات العادية الناتحة وهى حقيقة واقعة فعلاً ؟ فى الواقع لا توجد ملاحظات مباشرة ، وبالتالى قياس الشد المباشر بالطرق المعروفة لا بد أن يمزق ويفصل أعمدة الماء وبالتالى

فيستبعد الشد الموجود فعلاً . إلا أن الملاحظات غير المباشرة تدل على أن محتوى الخشب فى النباتات الناتحة فى حالة شد وإجهاد وهى أكثر فائدة من الطرق المباشرة وتفى بالهدف بطريقة مرضية .

أوضح ثت Thut(44) أن الفرع المورق المقطوع تحت سطح الماء ثم يلصق السطح المقطوع بزئبق مانومتر يمكن لهذا الفرع أن يجعل عمود الزئبق فوق مستوى البارومتر . عمود الماء الملاصق للزئبق فى المانومتر لا بد أن يكون فى حالة شد تحت الظروف التى ذُكرت من قبل . لو قطع فرع خشبى لنبات سريع النتح فإن الماء فى عناصر الخشب تقطع وتبتعد عن منطقة القطع أى تتراجع إلى داخل الأوعية الخشبية نتيجة للشد الواقع عليه وبالتالى يدل على أن الماء فى الساق يقع تحت شد أو إجهاد (44) . هذه الظاهرة هى القاعدة الأساسية التى بنيت عليها طريقة قنبلة الضغط المستخدمة فى تقدير الجهد المائى . ربما من أكثر الطرق التى تثبت أن الماء يقع تحت شد فى النباتات الناتحة هى تلك التى تعتمد على القياسات البيانية للأشجار .



شكل ٣ - ١٥ : التغيرات فى القطر النسبى للزان الأمريكى American beech (Fagus grandifolia Ehrh.) مع الوقت ، كما قيست بالدندروجراف dendrograph . جمعت تلك البيانات لمدة ٣ أسابيع . لاحظ نقص القطر خلال فترات النتح العالى وزيادة القطر خلال فترات نقص النتح .

عن : H.C. Fritts. 1958. Ecology. 39.705.

عندما يقع الماء فى عناصر الخشب تحت شد ، وبسبب خواصه اللاصقة فإنه يسبب انكماش فى أقطار خلايا الخشب وبالرغم من أن هذا النقص لا يمكن قياسه فى الخلايا الفردية إلا أن التأثير الكلى لهذا الشد يمكن تدوينه بواسطة ما يطلق عليه الدندروجراف dendrograph[١] . هذا الجهاز يعطى تسجيلاً مستمراً للتغيرات فى قطر الجذع خلال فترات من الزمن . وكما هو متوقع فيوجد نقص فى القطر خلال فترات النتح العالى وزيادة فى فترات نقص النتح . لاحظ فى شكل ٣ – ١٥ أنه عندما يكون النتح منخفضاً نسبياً فى نهاية مايو وأوائل يونيو فإن قطر الجذع يسجل فقط إختلاف طفيف . إلا أنه فى يوليو عندما يرتفع ويزداد النتح فإن الإختلاف فى قطر الجذع يكون واضحاً .

أعتقد أننا قد اقتنعنا الآن بأن الخواص التماسكية واللاصقة للماء وأيضاً الخواص التشريحية لنسيج الخشب هى المسئولة عن صعود الماء إلى أعلى النبات عبر سلاسل الأعمدة غير المنكسرة – إلا أننا الآن نتساءل : هل تستطيع قوة الشد tensile strength للماء تدعيم عمود الماء الذى يلزم للوصول إلى القمم العالية للأشجار ؟ وكما لا بد أن نتوقع ، فإن الإجابة بالطبع نعم . قياسات قوى الشد للماء تزيد عن ٣٠٠ بارز . ولصعود الماء إلى قمة شجرة طولها ٤٠٠ قدم يلزم اختلاف فى الضغط بين القمة والقاعدة يساوى حوالى ١٣ بارز . بالإضافة إلى ذلك فإن الماء عند تحركه فى نسيج الخشب يقابل بمقاومة نتيجة للإحتكاك . وبالرغم من أن هذا الإحتكاك يعتبر كبيراً نسبياً ، إلا أن قوى الشد للماء كافية للتغلب على قوى الإحتكاك والجاذبية التى تقاوم صعود الماء عمودياً فى النبات .

أول من قدم نظرية الشد المتماسك هو العالم ديكسون Dixon (11,12) ، وهى من أكثر النظريات قبولاً اليوم لتفسير انتقال وصعود الماء فى النبات . الضغط الجذرى قادر على تحريك الماء إلى أعلى النبات ، ولكنه ليس بالكمية ولا بالارتفاع المطلوب واللازم لمعظم النباتات . ومن المحتمل أن البرهان الأقوى لنظرية الشد المتماسك هى أنها النظرية الوحيدة التى تستطيع تقدير كمية ومعدل تحرك الماء فى النباتات الناتحة بشدة . ومع ذلك ، لا بد أن نتذكر أن أى ظاهرة فسيولوجية (فقد الماء ، تراكم الذائب أو تحركه ، إمتصاص العناصر) والتى تسبب بطريق مباشر أو غير مباشر زيادة سالبية الجهود المائية مع زيادة تدرج الجهود المائية من مكان إلى آخر سوف تؤثر على تحرك الماء . وأكثر خواص

---

(١) يعنى جهاز الرسم البيانى للأشجار .

الديناميكية الحرارية للماء أهمية فيما يختص بانسياب وتدفق الماء فى النظم الحيوية هو جهده المائى . يميل الماء للتحرك طبقاً لقانون الديناميكية الحرارية فى الإتجاه من الأعلى (أقل سالبية) إلى الأقل (الأكثر سالبية) جهود مائية .

تتميز عملية انتقال الماء من الجذر إلى الأوراق بالعملية المحبذة والمحفزة للطاقة (الأزموزية) والتى ترتبط من خلال الخواص التماسكية واللاصقة للماء إلى حد تنشيط عملية رفع وسحب الماء إلى القمم العالية للأشجار ضد قوى الجاذبية وقوى المقاومة التشريحية . ولايتشابه انتقال الماء مع تلك العمليات الكميائية المنتجة أو المستهلكة للطاقة اللازمة لإمساك واستغلال طاقة الكائن الحى . وفى الحالة الأخيرة فإن الإرتباط يمر بخواص وصفات فزيائية وكميائية خاصة بكل مادة كميائية معينة .

الأسئلة :

٣ - ١ أذكر عوامل التربة التى تؤثر على إمتصاص الماء بواسطة الجذور . إشرح فعل كل عامل على عملية إمتصاص الماء .

٣ - ٢ عرف الإصطلاحات التالية : السعة الحقلية field capacity ، النسبة المئوية للذبول الدائم permanent wilting percentage ، الإجهاد الرطوبى الكلى للتربة total soil moisture stress . هل توجد اختلافات لهذه القياسات فى أنواع التربة المختلفة باستخدام النباتات المختلفة ؟ إشرح .

٣ - ٣ ماهى الظروف الأكثر ملائمة بين النبات والتربة التى يفضل تحتها امتصاص الجذور للماء ؟ إشرح .

٣ - ٤ هل لابد من تسميد المحاصيل خلال أوقات الجفاف ؟ إشرح .

٣ - ٥ إشرح طريق الماء من خلية البشرة فى الجذر ماراً بالأنسجة المختلفة للجذر والساق والورقة حتى خروجه أخيراً على صورة بخار إلى الجو .

٣ - ٦ من معلوماتك فى النبات العام ، بما تسمى أنواع الخلايا المختلفة التى توجد فى أنسجة : الخشب ، اللحاء ، القشرة ، الكمبيوم ، النسيج الوسطى للورقة ، الحزم الوعائية .

٣ - ٧ ما هى الأنظمة غير الحية apoplast والأنظمة الحية symplast للنبات ؟ ولماذا أطلق هذان الإصطلاحان ؟

٣ - ٨ إشرح الميكانيكيات الأساسية التى لها أهمية فى انتقال الماء فى النبات . مع الأخذ فى الإعتبار أهمية كل من : الأزموزية ، تدرج الجهد المائى ، صفات التماسك والإلتصاق للماء .

٣ - ٩ هل النتح لازم بالكامل لانتقال الماء فى النبات ؟ كيف تحصل الخلايا النباتية على الماء عندما يكون النتح فى أقل مستوى ؟

٣ - ١٠ عندما ينتقل الماء بسرعة عالية نسبياً فإنه يخضع لظروف توتر وشد عالية فى العناصر الموصلة . ما الذى يمنع إنكسار أعمدة الماء تحت هذه الظروف ؟

٣ - ١١ لماذا تقطع زهور القطف المستخدمة « كديكور » تحت سطح الماء ؟

٣ - ١٢ تسبب طفيليات نباتية معينة فى ذبول النبات . ماهو التأثير المحتمل الذى تسببه تلك الكائنات على انتقال الماء فى النبات ؟

قراءات مقترحة

Dainty, J. 1976. Water relations of plant cells. In U. Lüttge and M.G. Pitman, eds., *Encyclopedia of Plant Physiology,* 2A. Berlin: Springer.

Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and Ascent of Sap in Plants.* London: Macmillan.

Kozlowski, T.T., ed. 1968–1978. *Water Deficits and Plant Growth.* vols. 1–5. New York: Academic Press.

Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants.* New York: Springer-Verlag.

Meidner, H., and D.W. Sherriff. 1976. *Water and Plants.* New York: Wiley.

Slatyer, R.O. 1967. *Plant Water Relations.* New York: Academic Press.

Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water.* New York: St. Martin's Press.

أسئلة

٤ – ١ أذكر العمليات المحتملة التى من خلالها يفقد الماء . إشرح كل عملية

٤ – ٢ أذكر الطرق المستخدمة فى قياس النتح . إشرح نظرية كل طريقة .

٤ – ٣ هل كل من ثغور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين متشابهتان فى المظهر ؟ وهل كل منهما تفتح بطريقة واحدة ؟ .

٤ – ٤ ما أهمية البوتاسيوم فى فتح وغلق الثغور ؟

٤ – ٥ ما هى بعض التفسيرات القديمة لفتح وغلق الثغور ؟ وهل لها قواعد تجريبية وهل توجد ميكانيكية عامة لفتح وغلق الثغور ؟ إشرح .

٤ – ٦ إشرح من وجهة نظرك الخاصة لماذا تفتح ثغور نباتات التمثيل الحمضى العصارى التشحمى خلال الليل وتغلق خلال النهار ؟

٤ – ٧ أذكر بعض العوامل المؤثرة على فتح وغلق الثغور ، وكيف يمكن لهذه العوامل أن تدخل فى تنظيم السلوك الثغرى ؟

٤ – ٨ ما هى الدراسات التجريبية التى لا بد من إجرائها لإنماء نباتات المحاصيل التى يرغب فى زراعتها فى البيئة الجافة ؟

٤ – ٩ ما هى مضادات النتح وكيف تعمل ؟

٤ – ١٠ هل عملية النتح لازمة لتبريد النباتات فى المناطق المعتدلة ، خاصة فى منتصف النهار ؟ إشرح .

قراءات مقترحة

Aylor, D.E., J.-Y. Parlange, and A.D. Krikorian. 1973. Stomatal mechanics. *Am. J. Bot.* 60:163–171.

Clark, C. 1970. *The Economics of Irrigation*. London: Pergamon Press.

Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants*. London: Macmillan.

Fisher, R.A., and T.C. Hsiao. 1968. Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and role of potassium absorption. *Plant Physiol.* 43:1958–1968.

Jensen, M.E. 1972. Programming irrigation for greater efficiency. In D. Hillel, ed., *Optimizing the Crop Yield*. New York: Academic Press.

Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.

Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309–340.

Stocking, C.R. 1956. Guttation and bleeding. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:489. Berlin: Springer.

Thut, H.F. 1928. Demonstration of the lifting power of evaporation. *Ohio J. Sci.* 28:292.

Whyte, W.T. 1981. The land and water squeeze on our food. In J. Hayes, ed., *Yearbook of Agriculture*. Washington, D.C.: USDA.

Willmer, C.M., and J.E. Pallas, Jr. 1973. A survey of stomatal movements and associated potassium fluxes in the plant kingdom. *Can. J. Bot.* 51:37–42.

الفصل الخامس

اكتشاف ووجود وميسورية العناصر الأساسية

Detection, Occurrence, and Availability of Essential Elements

نباتات الخيار نامية تجارياً فى مزرعة سائلة (هيدروبونيكية hydroponically) .

مهداه من : E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.



سوف نتناول بالمناقشة فى الثلاث فصول التالية المبادىء الأساسية للتغذية المعدنية . ذلك الموضوع الذى أدركه المزارعون الأوائل منذ عرف الإنسان الزراعة ولكنهم لم يفهموه جيداً . فقد أدرك المزارع البدائى أن إضافة البقايا النباتية والحيوانية إلى التربة تزيد من محصول الحاصلات النباتية . وظل الحال هكذا حتى جاء العالم وودوارد Woodward (57) بملاحظاته فى عام ١٦٩٩ التى دلت على أن النباتات يمكنها العيش والنمو الجيد فى الماء الموحل (المختلط بالطين muddy water) عنها فى ماء المطر الرائق مما حير الباحثون عندئذ . والسهولة التى مكنتنا من شرح هذه الظاهرة اليوم ما هى إلا نتيجة لتجميع تلك الأبحاث التى قام بها العلماء الرواد الأوائل .

لا بد من الاعتراف بفضل العالم دى سوسيه de Sausure (15) الذى مهد الطريق لمعرفة حاجة النبات إلى العناصر الموجودة فى التربة ، حيث أوضح فى عام ١٨٠٤ أن العناصر غير العضوية التى توجد فى رماد النبات يتم حصوله عليها خلال مجموعه الجذرى ، كما أثبت أيضا أن النتروجين والعناصر المعدنية التى يتحصل عليها النبات من التربة هى ضرورية لنموه وانمائيته . وعلى الرغم من قوة الملاحظات التجريبية التى قدمها دى سوسية إلا أن أهمية مساهمة رماد النبات الغير عضوى فى عطاء النبات العام لم تكن معروفة جيداً حتى ظهر العالم الفذ ليبج Liebig الذى قدم تقريره العلمى للمجمع البريطانى لتقدم العلوم British Association for the Advancement of Science فى عام ١٨٤٠ الذى فتح الطريق أمام الإمداد بالمعلومات الخاصة بالتغذية المعدنية اليوم .

العناصر الموجودة فى النباتات Elements Found in Plants

العناصر الضرورية Essential Elements

فى عام ١٨٣٠ أجرى كل من ساكس ونوب Sachs and Knop سلسلة من المحاولات لتقدير المحتوى المعدنى للنباتات تجريبياً . وباستخدام المزارع السائلة ، (محاليل مائية مغذية تغمس فيها جذور النباتات) ، قد تمكنا من معرفة ضرورية العناصر العشر التالية للنبات : الكربون (C) ، الهيدروجين (H) ، الأوكسيجين (O) ، النتروجين[١] (N) ، الفسفور (P) ، البوتاسيوم (K) ، الكلسيوم (Ca) ، الكبريت (S) ، المغنسيوم (Mg) ، الحديد (Fe) . وقد عُرفت تلك العناصر العشرة بصفة عامة بأنها كل العناصر المحتاج إليها النبات لنموه وإنمائيته الجيدة . إلا أننا اليوم نعرف أن كميات

---

(١) يعرف أيضا باسم الآزوت Azote .

دقيقة من عناصر خمسة أخرى على الأقل ضرورية لمعظم النباتات ، وعناصر عديدة أخرى لازمة بصفة خاصة لنباتات معينة . تلك الطريقة التى أجراها كل من ساكس ونوب لنمو النبات فى محاليل مغذية مائية تستخدم اليوم على النطاق التجريبى وأيضاً على مستوى الإنتاج التجارى وهى تعرف بالمزارع المائية hydroponic culture .

العناصر الصغرى[١] Trace Elements

لما كانت طرق التحليل الكيميائى فى عهد ساكس ونوب غير دقيقة بالمقارنة بالطرق الأكثر دقة المستخدمة اليوم ، لذلك فإن هناك كميات دقيقة من عناصر معينة فى النبات تسمى بالعناصر الصغرى لم يتمكنا من إدراكها أو تقديرها هذان العالمان فى عهدهما . كما أن وجود شوائب تلك العناصر فى الماء[٢] المستخدم فى تلك المزارع المائية والتى لم يتمكنا من تداركها ، لذلك فإن العناصر التى يحتاجها النبات بكميات دقيقة والتى توجد كشوائب فى الماء المستخدم يمكن أن تمد النبات بحاجته من هذه العناصر . لذلك فقد ظلت تلك العناصر ذات الوظيفة الأساسية مجهولة لفترة طويلة . وفى أوائل القرن العشرين وباستحداث طرق التحليل الدقيق وباستخدام الماء ذى النقاوة العالية [٣] فإن حاجة النبات لبعض تلك العناصر الدقيقة بدأت فى الظهور . أول من أوضح حاجة النبات للمنجنيز اللازم لنموه الطبيعى هو برتراند Bertrand (8) وحتى عام ١٩٣٩ قد أدركت حاجة مختلف النباتات لكل من : المنجنيز (Mn) والزنك[٤] (Zn) ، والبورون (B) والنحاس (Cu) ، والموليبدنيوم (Mo) لذلك فإن قائمة العناصر اللازمة للنمو الطبيعى وإنمائية معظم النباتات هى Fe, Mg, S Ca, K, P N, O, H, C, والعناصر النادرة . Mo, Cu, B, Zn, MN

بالإضافة إلى تلك العناصر التى سبق ذكرها فإن هناك عناصر أخرى أساسية للنمو

---

(١) تعرف أيضا باسم العناصر الدقيقة micro-elements – وهى لا تعنى إلا أن النبات يحتاجها بكميات قليلة نسبياً بالنسبة للعناصر العشرة الأخرى إلا أن أهميتها للنبات عظيمة للغاية ولا تقل أهمية عن أى من العناصر العشرة الأخرى .

(٢) كما توجد فى الأملاح الكيمائية المستخدمة فى المزارع المائية العديد من شوائب العناصر النادرة – كما أن استخدام الأوانى غير الزجاجية أيضا يمكن أن تضيف العديد من شوائب العناصر النادرة إلى المزارع المائية مما ساعد فى تأخر اكتشاف أهمية تلك العناصر للنبات .

(٣) بالطبع أيضاً استخدام أوانى زجاجية خالية من الشوائب وأملاح كيميائية عالية النقاوة .

(٤) يعرف أيضاً بالخارسين .

الطبيعى لبعض النباتات المعينة (ولا لمعظم النباتات) وهى الصوديوم (Na) ، والألمنيوم (Al) والسيليكون (Si) والكلورين (Cl) والجاليوم (Ga) والكوبلت (Co) .

طرق الكشف والتأثيرات الفسيولوجية

Methods of Detection and Physiological Effects

تحليل الرماد Ash Analysis

للكشف عن بعض العناصر المعدنية النباتية ، يمكننا أن نضع النبات تحت ظروف الحرارة العالية (حوالى ٦٠٠° م) ثم تحليل محتوى الرماد . لا يوجد فى الرماد سوى العناصر المعدنية حيث تتحلل جميع المركبات العضوية التى تخرج على الصورة الغازية ، حيث تخرج العناصر الأولية (الكربون ، والأيدروجين والأوكسجين) على صورة ك أ٢ ، وبخار ماء وأوكسجين ، وبالإضافة إلى عدم تواجد تلك العناصر المكونة أساساً للمادة العضوية ، لا يمكننا أيضا الكشف عن النتروجين بهذه الطريقة حيث يتصاعد بعضه على صورتى الأمونيا وغاز النتروجين . إلا أنه توجد فى رماد النبات جميع العناصر المعدنية الأخرى التى تمتص من التربة . يوضح جدول ٥ - ١ مثالاً لتحليل المحتوى المعدنى لرماد الذرة (Zea mays) .

وبالرغم من أننا نعتقد أن تحليل رماد النبات كطريقة مناسبة لتقدير الكميات النسبية للعناصر المعدنية فى النبات ، إلا أنه يوجد تباين لإعطاء نتائج يمكن الوثوق فيها أو يمكن أن يعول عليها بهذه الطريقة . على سبيل المثال فإن الحرارة العالية ربما تسبب تبخر vaporization أو تَسَامى[1] Sublimation لبعض العناصر . لا توجد العناصر الموجودة فى رماد النبات بصفة عامة بحالة نقية بل توجد على الحالة المؤكسدة . يتوقف التحليل الوصفى qualitative والتحليل الكمى quantitative للعناصر المختلفة فى الرماد على المعاملات الكيميائية المختلفة . احتمالات تراكمية النتائج غير الدقيقة التى تتجمع من تلك المعاملات تكون غاية فى الضخامة بمكان بحيث تسمح للأخطاء الجسيمة فى بيانات التحليل الكمى لمعظم العناصر التى يتحصل عليها من تحليل رماد أنسجة النبات . لابد أن نؤكد فى النهاية أنه بالرغم من أن تحليل الرماد يمدنا بالمعلومات الخاصة بالكميات النسبية للعناصر الموجودة أو التى تمتص (مثال ذلك الألمنيوم ، والسيليكون) بواسطة

---

(١) التسامى يعنى تحول المادة الصلبة إلى مادة غازية دون المرور على الحالة السائلة .

النبات إلا أنه لا توجد طرق دقيقة ومرضية لتقدير استفادية واستهلاك هذه العناصر بواسطة النبات .

جدول ٥ - ١ : تحليل رماد نباتات الذرة صنف برايد سالين نامية فى منهاتن - كنساس .

Source: From Plant Physiology by E.C. Miller. Copyright 1938, McGraw-Hill Book Company. Used with permission of McGraw-Hill Book Company

العنصر	الوزن (جم)	الوزن الجاف الكلى %
النتروجين	12.2	1.459
الفسفور	1.7	0.203
البوتاسيوم	7.7	0.921
الكلسيوم	1.9	0.227
المغنسيوم	1.5	0.179
الكبريت	1.4	0.167
الحديد	0.7	0.083
السيليكون	9.8	1.172
الألومنيوم	0.9	0.107
الكلورين	1.2	0.143
المنجنيز	0.3	0.035
عناصر غير مقدرة	7.8	0.933

مزرعة المحاليل Solution Culture

لم يستغرق العلماء وقتاً طويلاً فى عدم جدوى وفاعلية استعمال التربة كوسط للنمو فى الدراسات الجادة لمدى احتياج النبات للعناصر المعدنية المغذية ، فمن المستحيل تحت أى ظرف من الظروف أن تجعل التربة خالية تماماً من العناصر المعدنية التى يستخدمها النبات ، ثم من المستحيل أن نتحكم بعد ذلك فى كمية المغذيات المعدنية الميسورة للجذور المغموسة فى التربة . وعلى النقيض من ذلك فإن مزارع المحاليل هى الوسيلة الممتازة للتحكم فى كمية وتناسب الأملاح المعدنية التى تعطى للنبات تحت الظروف التجريبية . وهناك سببان آخران لاستخدام مزارع المحاليل فى دراسات التغذية المعدنية هما الصفات الإذابية الممتازة للماء والسهولة النسبية لتخليص الماء من معظم المؤثرات الملوثة .

وباستخدام الماء كوسط ، فإنه يمكننا إجراء دراسات كمية جيدة عن الاحتياجات الغذائية للنباتات . إلا أن الحصول على نتائج طيبة يعتمد على الاحتياطات الواجب

مراعاتها بشيء من التفصيل . حيث أن النمو الْمُرْضِى يمكن الحصول عليه باستخدام كميات ضئيلة من العناصر النادرة فإن مشاكل التلوث دائماً قائمة . بعض مصادر التلوث هى الوسط الجذرى ، والكيماويات المستخدمة ، والأوعية المستخدمة ، والماء ، والأدوات المستخدمة المختلفة ، والبذور[١] ، والغبار فى الجو المحيط[٢] . وبالتأكيد لا يمكننا منع هذه المؤثرات الملوثة بالكامل ، ولكننا نستطيع أن نجعلها تحت أقل مستوى ممكن .

وقد دلت الدراسات العديدة على أن أفضل الأوعية لمزارع المحاليل هى المصنوعة من زجاج البوروسليكات[٣] borosilicate أو البولى إيثيلين المتعادل neutral polyethylene (20) . وعلى الرغم من ذلك ربما نتوقع باستخدام تلك المواد بعض الملوثات ، مثل وجود البورون فى زجاج البوروسليكات وربما المولبدنيوم والكوبلت فى البولى إيثيلين . الماء المقطر فى أجهزة تقطير معدنية عادة ما يكون ملوثاً بكميات ضئيلة من النحاس والزنك والمولبدنيوم. وإعادة تقطير الماء المقطر فى أجهزة تقطير مصنوعة بالكامل من زجاج البوروسليكات ضرورى لإزالة تلك المعادن (40, 52) . طريقة أخرى مُرضية لإزالة شوائب العناصر النادرة من الماء ، هى إمراره على راتنجات resins[٤] تبادل الكتيونات والأنيونات (21) .

فى دراسات تغذية النبات المبكرة كانت الأملاح الكيميائية المغذية المستخدمة تمثل مصدراً كبيراً للتلوث بالعناصر الدقيقة مما ساعد على تأخر اكتشاف ضروريتها للنبات . تلك المواد قد نقيت بطرق مختلفة قبل اكتشاف أهمية العناصر الدقيقة واكتشاف أعراض نقصها ، أى أن الحصول على أملاح مغذية عالية النقاوة قد مهد الطريق لاكتشاف ضرورية تلك العناصر الدقيقة للنبات وأسهم فى دراستها . واليوم فإن تلك الكيماويات المغذية تحضر بطريقة غاية فى النقاوة بدرجة كافية لمعظم الدراسات ، وبالرغم من ذلك تلك الأملاح تحتوى على كميات دقيقة من الملوثات .

يتبين لنا من هذه المناقشة أن معظم الصعوبات التى تقابلنا فى دراسة التغذية المعدنية

---

(١) يحتوى اندوسبرم وفلقات البذور على كميات لا بأس بها من المغذيات الصغرى

(٢) بالطبع يحتوى الغبار فى الجو المحيط على كميات من العناصر المتعددة .

(٣) نوع من الزجاج المتعادل وقد يعرف أحياناً باسم الزجاج البيركس pyrex وهو مكون من السلكات والبورون .

(٤) مواد ذات أسطح نشطة تدمص الأنيونات والكتيونات والماء المتحصل عليه بهذه الطريقة يعرف بالماء الخالى من الأيونات De ionized water .

ترتبط بالتلوث بالعناصر الصغرى . ودراسة النقص المتسبب عن معظم المغذيات يمكن إجراؤه بسبب حاجة النبات إلى كميات كبيرة نسبياً منها للنمو الطبيعي . ففي مثل هذه الدراسات فإن كميات ضئيلة من التلوث لا تمثل مشكلة خطيرة .

والخطوة التالية هى تجهيز محاليل مركزة من الأملاح غير العضوية تحتوى على العناصر اللازمة للنمو الطبيعي للنبات . وبمجرد تحضير تلك المحاليل وتجهيز الأوانى المناسبة وملئها بالماء الخالى من الأيونات (deionized water)، فإن المحاليل المغذية يمكن تجهيزها بالإضافة ببساطة بالنسب الصحيحة من محلول العناصر الضرورية المركز الذى سبق تحضيره . جدول ٥ – ٢ يوضح مركبات مرضية للمحاليل المغذية .

يمكن تحضير محلول كامل التغذية ما عدا عنصر واحد يراد دراسة تأثير نقصه على نمو النبات وأعراض نقص هذا العنصر على النبات ودراسته . وكما هو موضح فى شكل ٥ – ١ فإن جذور النباتات تغمس فى المحلول المغذى وتبزغ الساق من خلال فتحة فى غطاء الوعاء . ولإعطاء نظام دعامى فإن الساق فى العادة تثبت فى هذه الفتحة بمواد هشة مثل القطن . ولا بد من تغطية الأوعية لكى نمنع بقدر الإمكان تساقط التلوث الناشىء عن غبار الجو . ولكى ينمو الجذر جيداً ويمتص الأملاح المغذية فلا بد من عمل التهوية فى المحلول[1]

مزارع البيئات الصلبة Solid Medium Cultures

بالرغم من سهولة التعامل مع البيئة الصلبة مثل الرمل وكسر (جرش) الكوارتز أو الحصى عن التعامل مع البيئة السائلة ، إلا أن مشكلات التنقية فى البيئات الصلبة تعتبر من الصعوبة بمكان فى البيئات الصلبة عنها فى البيئات السائلة (شكل ٥ – ٢) . إلا أنه اليوم يمكننا الحصول على درجة عالية من النقاوة من رمل السيليكا وكسر الكوارتز والتى لا تحتوى إلا على نسبة منخفضة جدا من العناصر النادرة . تلك البيئات الصلبة تمثل وسط طبيعي لنمو الجذور ، ولا تحتاج إلى دعامات كما هو الحال فى البيئات السائلة (أنظر شكل ٥ – ٢ جـ على سبيل المثال) . يضاف المحلول المغذى للمزرعة الصلبة بثلاث طرق : إما الصب فوق السطح (مزرعة مائلة slop culture) ، أو بالتنقيط على السطح (مزرعة التنقيط — drip culture) ، أو برفع المحلول من قاع الإناء (أى رى تحت القاع subirrigation) . وفى تلك النظم الثلاثة ، فإن المحاليل المغذية التى تضاف تصرف

(١) يمكن إجراء ذلك بضخ فقاعات من الهواء داخل المحاليل المغذية أثناء الدراسة أو ضخ أوكسجين من أنابيب مخصوصة .

جدول ٥ – ٢ : تركيب محلولين مغذيين .

Source: Part (1) from D.I. arnon and D.R. Hoagland. 1940 Soil Sci. 50:4. © 1940 The Williams Wilkins Co., Baltimore. Part (2) from E.J. Hewitt. 1963. In F.C, Steward, ed., Plant Physiology. Academic Press, New York.

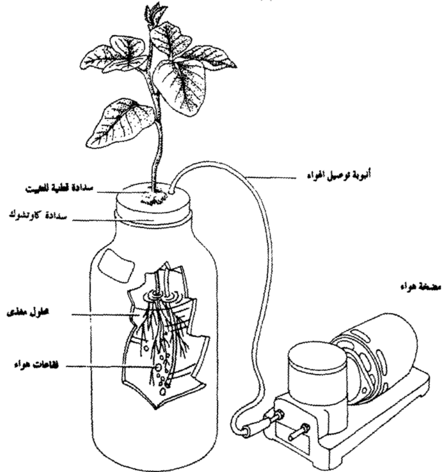
الملح (١)	جم/لتر	الملح	ملجرام/لتر
KNO_3	1.02	H_3BO_3	2.86
$Ca(NO_3)_2$	0.492	$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	1.81
$NH_4H_2PO_4$	0.23	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0.08
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.49	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0.22
		$H_2MoO_4 \cdot H_2O$	0.09
		$FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.5%	0.6 ml/liter
		Tartaric acid 0.4%	(3 × weekly)

الملح (٢)	جم/لتر	جزء في المليون	مليمول/لتر
KNO_3	0.505	K, 195; N, 70	5.0
$Ca(NO_3)_3$	0.820	Ca, 200; N, 140	5.0
$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$	0.208	P, 41	1.33
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	0.369	Mg, 24	3.0
Ferric citrate	0.0245	Fe, 5.6	0.1
$MnSO_4$	0.002230	Mn, 0.550	0.01
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0.000240	Cu, 0.064	0.001
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	0.000296	Zn, 0.065	0.001
H_3BO_3	0.001860	B, 0.370	0.033
$(NH_4)_6Mo_7O_{24} \cdot 4H_2O$	0.000035	Mo, 0.019	0.0002
$CoSO_4 \cdot 7H_2O$	0.000028	Co, 0.006	0.0001
NaCl	0.005850	Cl, 3.550	0.1

خارجة خلال فتحة فى قاع الوعاء.. وفى طريقة الرى تحت التربة فإن المحلول يجمع فى خزان ويستخدم مرات أخرى بتكرار . والمضخة المستخدمة فى تلك الطريقة يمكن توصيلها بنظام توقيتى بحيث تعطى نظام رى دورى للرمل أو الكوارتز أو الحصى .

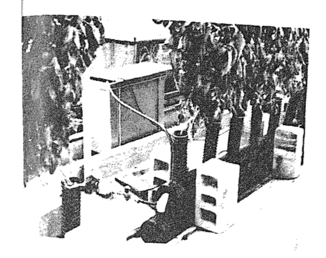
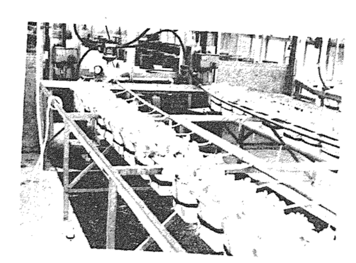
وطريقة المزرعة المائلة هى أسهل الطرق الثلاثة استخداماً إلا أنها أقل الطرق تحكماً . ومزرعة التنقيط تجعل كمية المحلول المضاف مساوياً لكمية المحلول المنصرف . هذا النظام يسمح باستمرارية الإمداد بالمحلول المغذى ويتحكم جزئياً فى كميته التى تصل إلى الجذور . وطريقة الرى تحت القاع تعمل أوتوماتيكياً وتتحكم جزئياً فى كمية المحلول التى تصل إلى جذور النبات ، كما أن هذه الطريقة مرغوب فيها أكثر من أى طريقة أخرى ، إلا أنها أكثرها تكلفة وأصعبها فى بداية التنفيذ .

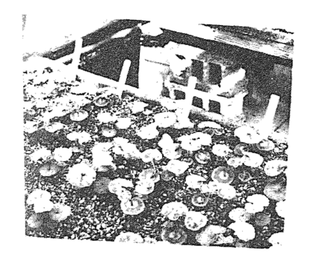
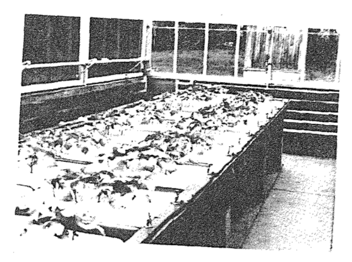




شكل ٥ – ١ : نباتات طماطم Tomato (Lycopersicon esculentum) نامية فى أوعية مزرعة مائية . الرسم يوضح طريقة التهوية .

مهداه من : E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

شكل ٥ – ٢ : الطرق المستخدمة فى إنتاج نباتات الصوب باستخدام مزارع التغذية (أ) طريقة الأنابيب ذات تيار المحلول المنثاب "pipe Stream" : نباتات الطماطم تنمو خلالها رأسياً ، تمتد الجذور فى قنوات أفقية حيث يمرر عليها تيار منثاب من المحلول المغذى . (ب) نباتات الخس Lettuce نامية فى مزرعة مائية فى أوعية كبيرة محتوية على بيئة مغذية مع التهوية المناسبة .

(جـ) الخبيزة الأفرنجى (الجيرانيوم) Geranium نامية فى مزرعة حصا حيث تمد بالمحلول المغذى على فترات دورية متعاقبة .

(د) نباتات الفاصوليا مثبتة فى صفائح من رغوى الاستيرو styrofoam [(١)] وتتخلل الجذور فى البيئة المغذية .

Photo (a) Courtesy of W. Troxell, Master's thesis, The Pennsylvania State University; Photos (b), (c), and (d) courtesy of E.L. Bergman, The Pennsylvania State University.

---

(١) صفائح رغوى الأستيرو – هى تلك الصفائح التى تستخدم فى تثبيت الأجهزة المختلفة خاصة الألكترونية فى صناديقها خلال نقلها وذلك نظراً لأنها تتحمل الصدمات وخفة وزنها وسهولة تثقيبها ورخص ثمنها .

تواجد العناصر Occurrence of Elements

بسبب الأهمية والسيادة النسبيتين لكل من عناصر الكربون ، والهيدروجين والأوكسجين والنتروجين فلن نتناولها فى هذا الفصل ولكن سوف نلقى عليها ضوءاً أكثر فى فصول منفصلة تالية .

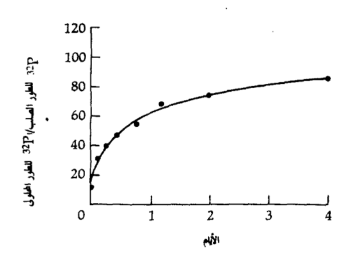
الفسفور Phosphorus

يوجد الفسفور فى التربة بصفة عامة على صورتين هما الفسفور العضوى والفسفور غير العضوى . وربما يوجد الفسفور فى الصورة العضوية فى الأحماض النووية ، والفسفولبيدات، وفسفات الإنيوزيتول ، تلك المركبات الشائعة فى الجزء العضوى من التربة . وطبقاً للمعلومات المتاحة اليوم فإن النباتات لا تمتص الفسفور العضوى سواءاً من الطور الصلب أو المحلولى من التربة . لذلك فإن الفسفور العضوى يمثل الصورة غير المستعملة من العنصر بواسطة النبات . إلا أن المركبات العضوية تتحلل وينفرد منها الفسفور على صورة غير عضوية والتى يحصل عليها النبات .

وكما وجد ويكلندر Wiklander (53) أن معظم الفسفور فى محلول التربة يوجد على الصورة غير العضوية أساساً على صورة أيونات الفسفات $H_2PO_4^-$ ، HPO_4^{2-} ويعتمد وجود أى من هذه الأيونات على pH محلول التربة فيسود وجود أيون $H_2PO_4^-$ عندما ينخفض الـ pH والعكس صحيح فيسود أيون HPO_4^{2-} عندما يرتفع الـ pH . تدمص (adsorped) أيونات الفسفات بقوة على طور التربة الصلب ، مسبباً انخفاض تركيز الفسفات فى محلول التربة . وباستخدام الفسفور النشط إشعاعياً تبين أن هناك تفاعل تبادلى يحدث بين أيونات الفسفات الحرة الغير عضوية فى محلول التربة وبين أيونات الفسفات المدمصة على الطور الصلب . (32, 36, 37) .

يبين شكل ٥ – ٣ الدراسة التى قام بها ملك أوليف McAuliffe وزملاؤه (32) . حيث تركت عينة من التربة فى الماء لمدة أربعة أيام لتسمح للفوسفات الموجود فى الطور الصلب والموجود فى الطور السائل أن يصلا إلى حالة الاتزان ، ثم أضيفت إلى النظام كمية صغيرة من (^{32}P) المشع على صورة محلول فسفات غير عضوية . وكما هو موضح فى فى شكل ٥ – ٣ فإن معظم ^{32}P يدمص بسرعة إلى الطور الصلب ، والذى منه يمكن أن نستنتج أن التوازن قد حدث بين الفسفور الموجود فى كل من الطور الصلب والطور السائل للتربة وهذا يدل على أن معظم الفسفور يدمص على الطور الصلب .

وأهم العوامل المتحكمة فى ميسورية الفسفور هى: pH محلول التربة ، والألمنيوم الذائب ، والحديد الذائب ، والكلسيوم الميسور ، والتبادل الأنيونى ، ووجود الكائنات الدقيقة .



شكل ٥ - ٣ : نسبة ^{32}P للطور الصلب إلى ^{32}P للطور المحلولى رسمت بالنسبة للوقت الذى أعقب إضافة كمية قليلة جداً من ^{32}P على صورة أرثوفسفات غير عضوية إلى معلق من تربة الكاريبو Caribou soil .

Adapted from Soil Science Society of American Journal, volume 12, 1948, pages 119-123 by permission of the Soil Science Society of America.

درجة pH محلول التربة pH of soil solution

توجد ثلاث صور مختلفة لأيون الفسفات تمر بمدى pH محلول التربة . فتحت ظروف الحموضة العالية يسود الفسفات الأحادى التكافؤ ($H_2PO_4^-$) ويوجد الفسفات الثنائى التكافؤ (HPO_4^{2-}) تحت ظروف المدى المتوسط لـ pH أما الصورة ثلاثية التكافؤ (PO_4^{3-}) تظهر تحت الظروف القلوية . وقد يظهر صورتان من تلك الصور التكافئية الأيونية فى المستويات الوسطية بين المتعادلة والحامضية أو القاعدية حسب مستوى pH محلول التربة ، وعلى ذلك يمكن أن نجد عند pH ٦ كلا من الأيونات الأحادية التكافؤ والثنائية التكافؤ فى محلول التربة . وعلى الرغم من أن النبات يمتص الفسفور على الصورة الأيونية ، إلا أن الفسفات يدمص adsorbed بسرعة عالية جداً ، لذلك يُحد من إمداد أيونات الفسفات للنبات .

الألومنيوم والحديد الذائبان Dissolved Aluminum and Iron :

تحت ظروف الحموضة الشديدة فإن الكميات الوفيرة من كل من الألمنيوم والحديد الذائبين ترسب الفسفات على صورتى حديد فسفات وألمنيوم فسفات ، وهما صورتان غير ميسورتين للنبات .فالملاحظات القوية للتفاعلات الترسيبية المصاحبة لكل من الألمنيوم والحديد قد وجدت (14,23) .

الكلسيوم المتيسر Available Calcium :

ربما يتفاعل الكلسيوم مع الصور الثلاث لأيونات الفسفات لإعطاء أملاح : فسفات أحادى الكلسيوم $(Ca(H_2PO_4)_2)$ وفسفات ثنائى الكلسيوم (Ca_2HPO_4) وفسفات ثلاثى الكلسيوم $(Ca_3(PO_4)_2)$ وبسبب قابلية فسفات أحادية الكلسيوم للذوبان فى الماء لذلك فإن هذا الملح يمد النبات باحتياجاته من الفسفور . أما الفسفات ثنائية الكلسيوم فإنها شحيحة الذوبان فى الماء إلا أنها تنفرد لإطلاق الفسفور للنبات . إلا أن الفسفات ثلاثية الكلسيوم التى تتكون تحت ظروف التربة القلوية ترسب الفسفات غالباً إلى الصورة غير الذائبة وبالتالى تجعل الفسفور غير متيسر للنبات . يعمل المغنسيوم بنفس طريقة الكلسيوم ، حيث يكون أحادى وثنائى وثلاثى مغنسيوم فسفات .

وجود كميات زائدة من الكلسيت (كربونات الكلسيوم $(CaCO_3)$ ، فى التربة القلوية الجافة فى بعض الولايات الغربية[1] (بالولايات المتحدة الأمريكية) تخلق مشكلات خطيرة فى التغذية الفسفورية . ويضاف الفسفور فى العادة للتربة الفقيرة فيه على صورة سوبر فسفات Superphosphate ، ويحتوى السوبر فسفات على الفسفات الميسرة مثل $Ca(H_2PO_4)_2$ والذى يتفاعل مع $CaCO_3$ لتكوين $Ca_3(PO_4)_2$ الغير ذائب . لذلك فإضافة الفسفور بهذه الطريقة للتربة القلوية المحتوية على $CaCO_3$ لا يجعل الفسفور متيسراً على الإطلاق للنبات .

وأهمية الـ pH إلى ميسورية الفسفور قد شرحت من قبل . ففى التربة الحامضية يُحد من ميسورية الفسفات بوجود الألمنيوم والحديد ، أما فى التربة القاعدية فإن تلك

---

(١) تسمى هذه التربة بالتربة الكلسية أو الجيرية أو الطباشيرية Calcareous Soil أو Calcarious Soil وهى توجد فى أماكن كثيرة من العالم العربى على الأخص بالقرب من سواحل البحار – فهى منتشرة على سواحل البحر الأبيض فى كل من مصر وليبيا وتونس والجزائر والمغرب – وفى أماكن متفرقة فى الدول العربية الأسيوية .

الميسورية تُعرقل بتكوين أملاح فسفات الكلسيوم غير الذائبة . وعلى ضوء ذلك فإن الحصول على نتائج طيبة فى التغذية الفسفورية فإن ظروف pH التربة بين ٦ إلى ٧ ضرورية .

التبادل الأنيونى Anion exchange :

يحدث التبادل الأنيونى بين ميسيليات معادن الطين فى التربة وبين أيون الفسفات وهو تفاعل مماثل إلى حد ما مع ذلك الذى يصاحب أيدروكسيدات كلا من الحديد والألومنيوم . بفرض أن أنيون (H_2PO_4) يحل محل أنيون الأيدروكسيل على سطح ميسيليان الطين تحت الظروف الحامضية المعتدلة .

$$\text{(clay micelle)}-OH + H_2PO_4 \rightleftharpoons \text{(clay micelle)}-OPO_3H_2 + OH^-$$

1.3 nm

وإضافة أيون الأيدروكسيل للتربة كما يحدث فى عملية إضافة الجير فإن التفاعل يتحول إلى اليسار مطلقاً أنيون الفسفات ورافعاً لدرجة الـ pH ، وبالتالى أيضا مطلقاً الفسفات من معقدى الألومنيوم والحديد ، ومع ذلك فإن إضافة الجير الزائد الذى يسبب ارتفاع الـ pH لدرجة أعلى من ٧ يمكن أن يعيد ربط (مسك) الفسفات فى صورة فسفات الكلسيوم الغير ذائبة .

الكائنات الدقيقة Microorganisms :

فى التربة ذات المحتوى العالى من المادة العضوية يوجد عادة أفراد كبيرة جداً من الكائنات الدقيقة . تثبت نسبة ملموسة من الفسفات الغير عضوى « تثبيتاً حيوياً » "biologically fixed" تحت هذه الظروف . والفسفور المثبت مؤقتاً فى التركيب العضوى فى أجسام هذه الكائنات الحية الدقيقة يرجع طبيعياً إلى التربة فى صورة مرتبطة . وبعد « المَعدنة »[1] "mineralization" أو التحول إلى الصورة العنصرية الحرة فإنه يمكن أن يستغله النبات مرة أخرى .

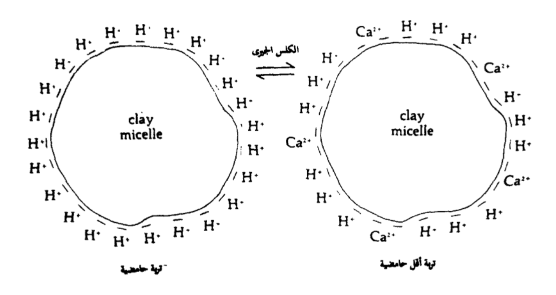
---

(١) أى التحول من الصورة العضوية إلى الصورة المعدنية .

الكلسيوم Calcium

الكلسيوم هو الكتيون التبادلى الرئيسى للتربة الخصبة (31) . إلا أن النسبة العظمى منه توجد فى التربة فى صورة غير تبادلية ومربوطة كيميائياً فى المعادن الأولية مثل الأنورثيت anorthite ($CaAl_2$-Si_2O_8) وخلال عملية التعرية weathering يمكن لهذا الكلسيوم أن يتحول إلى الكلسيوم الميسر للنبات . يوجد الكلسيت (Calcite – كربونات الكلسيوم $CaCO_3$) فى المناطق الجافة aride ونصف الجافة semiarid ، كما توجد أملاح فسفات الكلسيوم غير الذائبة فى الأراضى القلوية . بعض هذا الكلسيوم يكون ميسوراً للنبات ويتوقف ذلك على ذوبانية الملح ودرجة القلوية .

معظم الكلسيوم القابل للتبادل فى التربة يدمص على أسطح ميسيليات الطين . تلك الميسيليات يعتقد بصفة عامة أنها أجسام قرصية الشكل disk- shaped[١] لها سطح مغلف surface- enveloping layer سالب الشحنات . هذه « للرُقَيْقَة »[٢] "micelle" ككل يمكن أن يقال عنها أنها سالبة الشحنة . هذه الشحنات السالبة للرقيقة تجذب بقوة الكتيونات مثل Ca^{2+} ، H^+ وهذه الكتيونات تدمص بسرعة على سطح الرقيقة (أنظر شكل ٥ – ٤) .



شكل ٥ – ٤ : تأثير التكلس (التجير Liming) على رقائق الطين فى التربة الحامضية . التبادل الكتيونى يأخذ طريقه عن طريق ادمصاص بعض Ca^{2+} على سطح الرقيقة (الميسيلية) .

(١) Disc أو disk.

(٢) الجمع رقائق micelles

والتفاعل المبين فى شكل ٥ – ٤ تفاعل عكسى – أى عندما يرتفع تركيز أيون الهيدروجين فإن أيونات الكلسيوم تنطلق وتحل محلها أيونات الهيدروجين . هذه الظاهرة تعرف بالتبادل الكتيونى .

الكتيونات الأخرى مثل Mg^{2+}, Na^{+}, K^{+} يمكن أن تُدمص أيضا على سطح رقائق الطين . إلا أن الكلسيوم يبدو أنه أنشطهم فى هذا الخصوص .

قد ناقشنا من قبل بعض الصفات غير المرغوب فيها للتربة الحامضية[١] ، خاصة ما ذكرناه عن نشاط كل من مركبات الألومنيوم . والحديد الذائبين التى تربط أيونات الفسفات الحرة . ما الذى يجدر بنا عمله لعلاج الظروف غير المرغوبة للتربة الحامضية ؟

إحـــدى الأســباب الرئيسية للظروف الحامضية هى الأفتقار إلى الكتيونات القابلة للتبادل وسيادة أيونات الهيدروجين المتبادلة . وإضافة الكتيونات مثل الكلسيوم والمغنسيوم قد تزيل حالة الحموضة وفى نفس الوقت تمد التربة بالعناصر الأساسية لذلك فالطريقة المثلى المؤثرة والاقتصادية فى ضبط درجة pH التربة هى إضافة الجير[٢] للتربة . و « الجير » "Lime" كميائياً هو « أكسيد الكلسيوم » "Calcium oxide" (CaO)، ، وفى نظر المزارع هو أى مركب يحتوى على الكلسيوم أو المغنسيوم القابل للتغلب على إزالة التأثير الضار للتربة الحامضية (35) .

فى التربة الحامضية لدينا رقائق « ميسيليات » الطين يسود فيها أيونات الهيدروجين المتبادل والمدمص على أسطحها . وبإضافة المركبات الكلسية مثل كربونات الكلسيوم $CaCO_3$ أو أكسيد الكلسيوم (CaO) فإن كثيراً من أيونات الهيدروجين تحل محلها أيونات الكلسيوم . بالإضافة فأيونات الهيدروجين المنطلقة ترتبط لتكوين الماء . والنتيجة النهائية هو رفع درجة الـ pH وزيادة فى إمداد أيونات الكلسيوم المتبادلة (أنظر شكل ٥ – ٥) .

وللتكليس (إضافة الجير liming) بعض الضرر كما له بعض النفع . فيحتمل أن تسبب زيادة الكلسيوم فى التربة إلى رفع pH التربة عن ٧ . فى التربة الرملية على سبيل

---

(١) هذا النوع من التربة « الحامضية » يوجد فى المناطق الباردة المعتدلة ذات المحتوى العضوى العالى والتى تفتقر إلى القلويات الأرضية واعتقد أنها نادرة الوجود فى العالم العربى وهى غير موجودة على الإطلاق فى مصر وهى غير صالحة للزراعة إلا بعد استصلاحها .

(٢) الجير أو الكلس .

المثال حيث تغيب المادة العضوية الحامية بالتنظيم protective buffering فإن الضرر قد يظهر من التكلس الزائد ، حيث يميل كل من الكلسيوم والفسفات لتكوين أملاح فسفات الكلسيوم غير الذائبة تحت ظروف التربة القلوية ، وبالتالى يجعل كلاً من الكلسيوم والفسفات غير متيسرة للنبات . بالإضافة إلى ذلك عند رفع درجة pH التربة لأكثر من ٧ فإن كلاً من المنجنيز والحديد والزنك والنحاس بالتأكيد أقل يسرية للنبات ويسرية البورون ربما تقل أيضا « بالتكليس الزائد » (29, 30)

clay micelle ‖ $Ca^{2+} + H_2O$

CaO

clay micelle ‖ H^+ H^+

$CaCO_3$

clay micelle ‖ $Ca^{2+} + H_2O + CO_2$

تربة حامضية — تربة أقل حامضية

شكل ٥ – ٥ : حدوث التبادل الكتيونى بين الكلسيوم وأيونات الهيدروجين الناتج من إضافة المركبات الكلسية إلى التربة الحامضية

المغنسيوم Magnesium

يوجد المغنسيوم فى التربة على صور ثلاث : ذائب فى الماء ، ومتبادل ومثبت ، كما يوجد فى المعادن الأولية (10) . وهو كتيون متبادل مثل الكلسيوم إلا أن المغنسيوم أقل سيادة فى التربة عن الكلسيوم . كما أن نسبة أقل منه تدمص على سطح ميسيليات الطين ومن ثم فهو أقل صلاحية للامتصاص بواسطة النبات عن طريق التبادل الكاتيونى . ويوجد الجزء الأكبر من مغنسيوم التربة فى سلكات المغنسيوم ، تلك الصورة غير المتيسرة للنباتات حتى تسبب عوامل التعرية انطلاق المغنسيوم على الصورة الذائبة أو الميسرة للنبات (7) . درس كل من لونجستاف وجراهام (27) Longstaff and Graham

ميسورية المغنسيوم المثبت من بعض المعادن ، وجدول ٥ – ٣ يوضح هذه البيانات . المغنسيوم المثبت فى المعادن مثل المجنسيت magnesite (كربونات المغنسيوم $(MgCO_3)$ ، والأوليفين olivine $(MgFe)_2SiO_4$ والدولوميت dolomite $(MgCo_3 \cdot CaCO_3)$ ميسر للنباتات بكميات مرضية للنمو . فى الحقيقة فإن الدولوميت ومنتجاته هو أكثر مصادر الأسمدة المغنسيومية شيوعاً وإقتصاداً (17) .

تتركز مناطق نقص المغنسيوم[1] فى الولايات المتحدة فى الأرض الرملية للساحل الشرق حيث يلزم إضافة المغنسيوم لأراضيها الزراعية دورياً فى صورة دولوميت . التربة التى تنشأ عن الحجر الرملى Sand- Stones ، والجرانيت Granites والرمال الساحلية Coastal Sands هى فقيرة نسبياً فى المغنسيوم ، والأراضى المتكونة عن الصخور القاعدية والصخور الجيرية الدولوموتية هى أراضى ذات سيادة فى المغنسيوم (7) .

جدول ٥ – ٣ : امتصاص نباتات فول الصويا للمغنسيوم من بعض معادن التربة .

Source: From W.H. Longstaff and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. Soil Sci. 71:167 © 1951, The Williams & Wilkins Co., Baltimore.

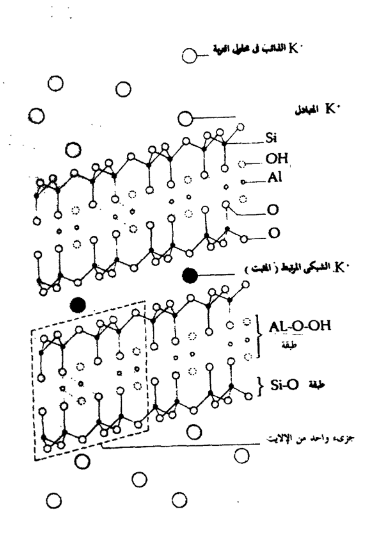
المعدن		Mg فى أنسجة النبات ٪	امتصاص المغنسيوم (ملجرام إصيص)	حالة النبات
المقارنة	control	0.16	16.0	Mg deficiency
هورنبلند	hornblende	0.15	17.5	Mg deficiency
الطلك	talc	0.19	21.2	Mg deficiency
ماجنيزيت	magnesite	0.20	41.8	normal
أوليفين	olivine	0.24	47.1	normal
دولوميت	dolomite	0.29	51.8	normal

البوتاسيوم Potassium

يوجد البوتاسيوم فى التربة فى صورة غير متبادلة أى مثبتة وفى صورة متبادلة وفى صورة ذائبة ، وبالرغم من وجود كميات كبيرة نسبياً من هذا العنصر فى التربة ، إلا أن معظمه غير قابل للتبادل وبالتالى غير متيسر للنبات . وعندما نتحدث عن عنصر غير

(١) قد توجد بعض المناطق الزراعية فى العالم العربى فقيرة فى المغنسيوم ، إلا أن هذه الحالة غير مدروسة على وجه الدقة فى العالم العربى وقد يعوض إضافة الأسمدة الورقية هذا النقص .

متيسر خاصة فيما يتعلق بالبوتاسيوم ، فنحن نعنى أن استخدامه على هذه الصورة بواسطة النبات غير ممكن . إلا أن صلاحية البوتاسيوم فى المعادن الحاملة له مثل البيوتيت biotite والمسكوفيت muscovite والإيلايت illite ممكنة خلال عوامل التعرية العادية . فبعض البحوث قد تضمنت أن النسبة العظمى من البوتاسيوم التى تزال من التربة بواسطة المحاصيل تأتى من المصادر غير المتبادلة . شكل ٥ – ٦ يوضح صور البوتاسيوم فى التربة فى وجود معدن الطين إلايت .



شكل ٥ – ٦ : البوتاسيوم الذائب ، والمتبادل والمثبت والشبكى المرتبط على الإلايت .

ناقش ويكلاندر Wiklander (54) طبيعة وميكانيكية تثبيت البوتاسيوم وانطلاقه على الصورة الميسرة . خلال عمليات الغسيل والتعرية leaching ينفرد بعض أيونات البوتاسيوم المرتبطة . بعض الأماكن التى خلت بعد هجرة أيونات البوتاسيوم ربما تملأ

بأيونات الكلسيوم أو المغنسيوم أو الهيدرونيوم (H_3O) ، وبالتالى يؤدى إلى تمدد جزئى للمعدن ونقص فى إمداد التربة بالبوتاسيوم . عند إضافة أملاح البوتاسيوم للتربة تنطلق « الأيونات الألينية » "aline ions" من الارتباط وتستبدل بأيونات البوتاسيوم المضافة الجديدة . إلا أن أيونات البوتاسيوم المثبتة حديثاً غير ممسوكة جيداً مثل أيونات البوتاسيوم الأصلية ، وبالتالى تكون أكثر يسرية للنبات .

تظهر حالة الاتزان بين الصورة الذائبة والمتبادلة والمثبتة من البوتاسيوم .

$$\text{soluble K} \rightleftharpoons \text{exchangeable K} \rightleftharpoons \text{fixed K}$$

وكما هو الحال فى الاتزان دائما عند تغير تركيز أى من المكونات سوف يؤدى إلى الثبات . على سبيل المثال ، نقص البوتاسيوم الذائب فى التربة بواسطة النبات وكائنات التربة الدقيقة سوف يسبب إنطلاق البوتاسيوم المتبادل والتى بالتالى سوف تسبب الانطلاق البطىء للبوتاسيوم المثبت . هذه الحالة مرغوب فيها لأن البوتاسيوم المدمص والمثبت والذى لا يغسل من التربة يكون صالحاً وميسراً للنبات .

الكبريت Sulfur

يوجد الكبريت فى التربة أساساً فى الجزء العضوى (41) ، ولكنه ربما يوجد أيضا فى المعادن مثل البيريت pyrite ، والكوبالتيت Cobaltite والجبس gypsum والإبسوميت epsomite وفى محلول التربة على هيئة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) . ويأخذ النبات الكبريت على صورة أيونات الكبريتات . وكما هو الحال فى أيون الفسفات فإن أيون الكبريتات ضعيف الادمصاص ، حيث يزداد الادمصاص بالنقص فى pH التربة . ويفضل الادمصاص بوجود الأكاسيد المتأدرته (المتميئة hydrated) للحديد والألومنيوم (54) . ويعتقد أن أيون الكبريتات بصفة عامة يحل محل أيونات الهيدروكسيل فى معادن الطين تلك العملية التى تعرف بالتبادل الأنيونى anion exchange . عملية مثل التكلس والتى تميل إلى زيادة pH التربة بواسطة إضافة أيونات الأيدروكسيل تسبب انطلاق أيونات الكبريتات من حبيبات التربة وإحلال أيونات الهيدروكسيل محلها .

يتيسر الكبريت العضوى للنبات خلال عملية الأكسدة الحيوية biological oxidation. خلال نشاط كائنات دقيقة معينة يتحول الكبريت من الصورة العضوية إلى أيونات كبريتات تلك الصورة التى تمتص بواسطة النباتات الراقية . لا تؤكسد كائنات التربة الدقيقة الكبريت العضوى فقط ولكنها تؤكسد معادن السلفيد مثل كبريتيد الحديدوز

((FeS)) . وحيثما توجد التهوية الجيدة ، والرطوبة الكافية ،والحرارة المناسبة ، فإن (FeS) يمكن أن يتأكسد كيميائياً إلى الكبريت العنصرى ، الذى يتأكسد بالتالى إلى الكبريتات بواسطة بكتريا الكبريت Sulfur bacteria . خطوتا أكسدة كبريتيد الحديدوز فى التربة قد بينت لأول مرة بواسطة ويكلندر Wiklander وهالجرين Hallgren وجونسون Jonsson (55) وربما يمكن كتابتها كما يأتى :

$$FeS + H_2O + \tfrac{1}{2}O_2 \xrightarrow[\text{oxidation}]{\text{chemical}} Fe(OH)_2 + S$$

$$2S + 2H_2O + 3O_2 \xrightarrow[\text{oxidation}]{\text{biological}} 2H_2SO_4$$

والأكسدة الحيوية فى التربة لمعدن البيريت ($Fe\,S_2$ pyrite) قد بينت أيضاً أن حمض الكبريتيك هو الناتج النهائى (54) .

مصدر آخر لكبريت التربة هو ثانى أكسيد الكبريت من الجو حيث تصل هذه الصورة من الكبريت مع الأمطار والثلوج إلى التربة (56) . وبالقرب من مراكز الصناعة ربما يصل هذا المصدر إلى نسبة ملموسة[١] . والامتصاص المباشر لثانى أكسيد الكبريت بواسطة التربة (وربما بواسطة النباتات) يمكن أيضا اعتباره مصدراً لكبريت التربة (3) .

الحديد Iron

لا يوجد فى العادة نقص فى حديد التربة ، إلا أنها قد ينقصها الصور المتبادلة والذائبة للحديد . فكميات مرضية من الحديد توجد فى المعادن ، وفى الأكاسيد المتأدرته مثل الليمونيت limonite $Fe_2\,O_3.\,3\,H_2\,O$ وعلى الصورة الكبريدية sulfide (10) . والحديد يكون فى الغالب متيسراً للنبات على صورة الحديدوز ferrous form إلا أن كميات محسوسة من أيون الحديديك ferric ربما تمتص أيضاً .

وتتحكم درجة pH التربة فى ميسورية الحديد للنبات بشدة . فى التربة الحامضية ، تذوب كميات مرضية من الحديد فى محلول التربة وهى ميسرة للنبات . إلا أن فى التربة المتعادلة أو القاعدية فإن الحديد يكون غير ذائب . وفى الحقيقة فإن واحدة من خطورة زيادة التكلس هى الناتجة عن زيادة الـ pH والتى تسبب ظهور أعراض نقص الحديد على

---

(١) تعتبر مراكز الصناعة من أهم مصادر التلوث بأكاسيد الكبريت .

النباتات . إلا أنه بالرغم من ذلك ففى التربة الفقيرة فى الحديد الذائب فإن هذا العنصر ربما يكون ميسوراً بواسطة الملامسة المباشرة لجذور النبات مع حبيبات التربة المحتوية على الحديد (13) .

المنجنيز Manganese

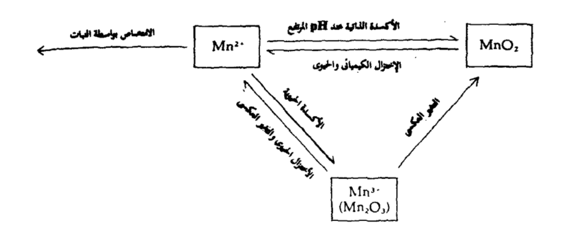
طبقاً لما أوضحه ليبر Leeper (24) فإن المنجنيز قد يوجد فى التربة على الصورة : الثنائية التكافؤ (bivalent) أو الثلاثية التكافؤ (trivalent) و (أو) الرباعية التكافؤ tetravalent . ربما يوجد الأيون الثنائى التكافؤ ذائباً فى محلول التربة أو كأيون متبادل مدمص على غرويات التربة ، وكل منهما متيسر للنبات .

والأيون المتبادل الثنائى التكافؤ مهم فى التغذية بالمنجنيز لذلك فإن كمية قليلة جداً من منجنيز التربة يمكن أن توجد ذائبة فى ماء التربة (54) . معظم منجنيز التربة يرتبط فى المركبات غير الذائبة فى الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ وبنسب أقل فى الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالى غير متبادل أو غير متيسر للنبات . كما أن المنجنيز المرتبط بالصورة العضوية غير متيسر . والنسبة العظمى للمركبات غير الذائبة هى أكاسيد رباعية التكافؤ وثلاثية التكافؤ للمنجنيز .

ولما كانت الصورة المختزلة للمنجنيز (الأيون الثنائى التكافؤ) هى الصورة الممتصة بواسطة النبات ، فإن التربة الفقيرة التهوية الحامضية لابد أن تحفز يسرية المنجنيز . تحت هذه الظروف ربما تختزل الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ إلى الصورة الثنائية التكافؤ . وبالعكس فإن التربة الجيدة ال ية القلوية تحفز أكسدة المنجنيز مما تجعله غير متيسر للنبات . أكاسيد المنجنيز مثل Mn_2O_3 و $Mn\ O_2$ تتكون تحت هذه الظروف . وبالتأكيد هذه حالة أخرى من حالات تكليس التربة التى ترفع درجة pH والتى من المحتمل أن تسبب عدم يسرية عنصر أساسى .

تحول المنجنيز الثنائى التكافؤ إلى الصور الثلاثية والرباعية التكافؤ يمكن أيضا أن تحدث خلال الأكسدة الحيوية (24) . نشاط الكائنات الدقيقة فى هذه الحالة تسود فى التربة المتعادلة أو القليلة القلوية ، كما وجدها كاستيل Quastel (41) ، كما أنه وجد أيضاً أن صور المنجنيز ذات التكافؤ العالى ربما أيضا تختزل إلى الصورة ثنائية التكافؤ وبالتالى تجعله متيسراً للنبات . شكل ٥ – ٧ يوضح تحولات المنجنيز فى التربة .

ربما تؤثر كمية الفسفات فى التربة بطريقة غير مباشرة فى ميسورية المنجنيز ، حيث أن إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة توضح زيادة امتصاص المنجنيز (9) . وزيادة المنجنيز الذائب الذى ينشأ عن تكوين فسفات المنجنيز ربما تكون السبب فى زيادة الامتصاص هذه .



شكل ٥ – ٧ : تحولات المنجنيز فى التربة تحت الظروف الهوائية .

Data from P.J.G.Mann and J.H.Quastel. 1964. Nature. 158: 154 .

النحاس Copper

توجد النسبة العظمى من النحاس للصخور الأولية على هيئة كلسوبيريت chalcopyrite ($Cu\ Fe\ S_2$) والتى من المحتمل أنها المصدر الطبيعى لرواسب الكبريتيد النحاسى فى التربة (10) . كمية قليلة جدا من النحاس الذائب توجد فى محلول التربة .

قدر ويكلاندر Wiklander (54) محتوى محلول التربة العادى من النحاس بـ ٠,٠١ جزء فى المليون ، والكمية الحقيقية القابلة للذوبان لا تزيد عن ١ جزء فى المليون للتربة .

كتيونات النحاس الثنائية التكافؤ تُدمص بقوة كبيرة إلى غرويات التربة والمواد العضوية للتربة (19) تلك الصورة ذات النسبية فى التبادل . إدمصاص النحاس كأيون معقد أحادى التكافؤ $Cu\ OH^+$, $Cu\ Cl^+$ قد وضحت فى المادة العضوية للتربة (28) وفى معادن الطين (34) .

ويكون نحاس التربة أيضا معقداً ثابتاً مع المادة العضوية للتربة وفى هذه الصورة غير قابل للتبادل . بالإضافة ، ربما يوجد النحاس على الصورة غير المتبادلة كمكون للفضلات العضوية أو كمكون للمعادن الأولية والثانوية (54) . وعدم ميسورية النحاس المرتبط بالمادة العضوية قد لاقت تأييداً من ستينبرج Steenbjerg (45) ، الذى أشار إلى أنها قد تكون سبباً لنقص النحاس فى الأراضى العضوية .

إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية للتربة يظهر أنها تسبب نقصاً فى امتصاص النحاس بواسطة النارنج[1] Sour-orange (9) ، وتكوين فسفات النحاس غير الذائبة ربما يكون السبب فى هذه الظاهرة .

الزنك Zinc

طبقاً لما وجده بولد Bould (10) فإن الزنك يوجد فى معادن الحديدمغنسيوم ferromagnesium والماجنيتيت magnetite والبيوتيت biotite والهورنبلند hornblende . وتعرية هذه المعادن يطلق الزنك فى صورة ثنائية التكافؤ، تلك الصورة التى تدمص على التربة وعلى المادة العضوية وتمثل الصورة المتبادلة . بالرغم من أن المعلومات قليلة عن تركيز الزنك فى محلول التربة ، إلا أنه يعتقد أنه قليل جداً .

وكما هو الحال فى العناصر الأساسية فإن واحداً من العوامل المتحكمة فى ميسورية الزنك هو pH التربة . تتناقص ميسورية الزنك كلما زاد الـ pH ، وبالتالى النباتات التى تنمو فى التربة القاعدية من المحتمل جداً أن تظهر أعراض نقص الزنك .

أوضح كامب **Camp (12)** أن نقص الزنك ربما يحدث فى الموالح Citrus النامية فى التربة ذات الـ pH الأعلى من ٦ . وزيادة ميسورية الزنك بنقص درجة الـ pH يعتقد أنها ترجع إلى تأثير الأحماض على ذوبانية كل من ZnS and $ZnCO_3$ وعلى معدل تعرية المعادن الحاملة للزنك (54) .

وكما هو الحال فى النحاس فإن إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة يسبب نقص امتصاص الزنك بواسطة النبات (9, 43) . وسبب واحد لهذا النقص هو تكوين فسفات الزنك الغير ذائبة فى التربة .

---

(١) يتبع العائلة السذبية Rutaceae جنس الموالح Citrus ويسمى علمياً (Citrus aurantium) وقد يعرف انجليزياً بالـ Seville Orange .

البـــورون Boron

يظهر البورون فى صور متبادلة ، وذائبة ، وغير متبادلة فى التربة - وذلك يعنى كحامض بوريك boric acid (H_3BO_3) وبورات الكلسيوم أو بورات المنجنيز وأيضاً كمكون للسليكات (10,54) . وهو مثل الزنك من حيث القلة الشديدة فى محتوى محلول التربة منه . ويدل تحليل مختلف أنواع التربة أن كميات البورون فى التربة العضوية ربما يكون مرتفعاً عن ذلك فى التربة الحامضية للمنطقة الرطبة والتى من المحتمل أن يحدث فيها نقص البورون دائماً .

وكما هو الحال فى المنجنيز والزنك فإن رفع درجة pH التربة يسبب نقصاً فى ميسورية البورون للنبات والسبب المحتمل لذلك هو تكوين مركبات البورون غير الذائبة إلا أن هذا الرأى قد اعترض عليه دراك وسيلنج وسكارسز Drake, Sieling and Scarseth (16) والذين قد أوضحوا أن على المدى الواسع من الـ pH فإن درجة ذوبانية البورون لم تتأثر وربما ترجع تلك المتناقضات إلى ملاحظة أن إضافة الكلس إلى التربة ربما يسبب عدم ميسورية البورون . ففى عملية التكلس يرتفع pH التربة وهى الحالة التى تظهر عادة لتؤيد الاقتراح أن رفع pH التربة يقلل ميسورية البورون بها . إلا أن تكليس التربة يزيد أيضا محتواها من الكلسيوم ، لذلك فقد وجد ريف وشيف Reeve and Shive (42) أن زيادة الكلسيوم فى المزرعة الرملية ينقص امتصاص البورون فى نبات الطماطم . وبما أن التكلس هو الطريقة العادية لرفع pH التربة ، لذلك فإن تفسير ظاهرة ملاحظة أن زيادة الـ pH تقلل ميسورية البورون لا تقع تحت تأثير الـ pH ولكن تقع تحت تأثير الكلسيوم .

إضافة فسفات الكلسيوم الهيدروجينية إلى التربة تقلل من امتصاص البورون كما هو الحال فى نقص امتصاص الزنك والنحاس . وهذه الظروف إما أن تكون نتيجة إضافة الكلسيوم أو إضافة الفسفات وكما هو الحال فى كل من النحاس والزنك فإن هذه الحالة ما زالت غامضة وغير واضحة للآن .

المولبدنيوم Molybdenum

طبقاً لما وجده ويكلندر Wiklander (54) يوجد المولبدنيوم فى التربة على صور ثلاث : ذائباً فى محلول التربة كأيونات مولبدات ($HMoO_4^-$ أو MoO_4^{2-}) ومدمص على جزيئات التربة على صورة متبادلة وعلى صورة غير متبادلة كمكون لمعادن التربة

والمادة العضوية . كمية المولبدنيوم الذائبة فى محلول التربة يعتقد أنها ضئيلة جداً . وفى تحليل تربة كاليفورنيا وجد بارشاد Barshad (6) أن محتوى المولبدنيوم الذائب فى الماء يتراوح بين ٣, إلى ٣,٩ جزء فى المليون منسوباً للتربة الجافة . وحتى هذه الكمية الضئيلة جداً تعتبر عالية للغاية . وبعكس العناصر الصغرى الأخرى فالمولبدنيوم يصبح أكثر ميسورية بزيادة pH التربة (42) .

جزء من محتوى التربة من المولبدنيوم يظهر فى صور الأكاسيد الثلاث : أكسيد المولبدنيوم ($Mo\ O_3$) ثانى أكسيد المولبدنيوم ($Mo\ O_2$) وخماسى أكسيد المولبدنيوم $Mo_2\ O_5$ ، كما قدرت بواسطة أمين وجوهام Amin and Joham (4) . والمولبدنيوم فى هذه الصور غير متيسر للنبات وهذه حقيقة خاصة بالأوكسيدات الأكثر اختزالاً (MO_2O_5) (MoO_2) ولكن الأكسيد الثلاثى يمكن أن يكون متيسراً بالتفاعل مع كتيونات التربة . وهنا نجد أن الأكسدة تجعل العنصر أكثر يسراً للنبات . وهذا الوضع يتناقض مع حالة المنجنيز حيث أن الاختزال يجعله أكثر يسراً للنبات .

إدمصاص أيونات المولبدنيوم إلى معادن الطين والأكاسيد المتميئة تشبه حالة أنيونات الكبريتات والفسفات (54) . وبالتالى فإن أنيونات المولبدنيوم سوف تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل OH^- على هذه المواد .

العناصر الأخرى Other Elements

أجريت دراسات عديدة بدأها أوستيرهوث Osterhout (38, 39) الذى أوضح أن الصوديوم ربما يكون أساسياً لنمو بعض الطحالب البحرية . ولقد وضح جليا أن الصوديوم ضرورى لنمو وإنمائية العديد من الطحالب الخضراء المزرقة blue- green algae (2) والنباتات الراقية . ويمكن للصوديوم أن يحل محل البوتاسيوم جزئياً فى كل النباتات الراقية والدنيئة .

وربما تحتاج بعض النباتات للسيليكون . على سبيل المثال أوضح سومير Sommer (44) أن نمو الأرز Rice والدخن (Millit) يتحسن بإضافة السيليكون إلى بيئة المزرعة . وقد أوضح لبمان Lipman (26) أن السيليكون يحسن نمو نباتات الشعير وعباد الشمس . والعديد من صفوف الطحالب تحتوى على تراكيب سيليكونية ، وفى هذه الحالة فإن السيليكون يعتبر أساسى لتلك النباتات . ويعتقد أيضاً أنه أساسى لنباتات ذيل الحصان

. Equisetum

وهناك دراسات مبكرة عديدة وجد فيها أن الألومنيوم يحسن نمو نباتات عديدة كما أشار إستيلز Stiles (50) . إلا أن الألومنيوم معروف بسميته أكثر منه نفعاً عندما يقدم بكميات كبيرة وهكذا قرر كل من ملك لين McLean وجلبرت Gilbert (33) أن الخس والبنجر والشعير حساسة جميعها لسمية الألومنيوم .

وفى دراسات أخرى مبكرة تبين أن الكلورين هو عنصر ضرورى لبعض النباتات فقد أوضح لبمان Lipman (26) أن الكلورين قد يحسن نمو الحنطة السوداء buck- wheat والبسلة garden peas . وحديثاً جداً أوضح برويير Broyer وزملاؤه (11) ضرورة الكلورين للنمو الطبيعى لنباتات الطماطم . وقد اقترحوا أن البرومين bromine ربما يحل محل الكلورين فى ذلك . هذا الاقتراح قد أيد مؤخراً بواسطة الريش Ulrich وأوهكى Ohki (53) الذى أوضح أن الكلورين والبرومين أساسيان لنمو بنجر السكر . ربما بسبب أن الكلورين لازم فى أكسدة H_2O فى التمثيل الضوئى .

ومن المشكوك فيه أن أى نبات يحتاج إلى الجاليوم gallium إلا أن إستينبرج (46, 47) Steinberg قد أوضح احتياج فطر العفن الأسود (Aspergillus niger) لهذا العنصر وفى النباتات الراقية مثل عدس الماء (Lemna minor) (Duckweed) إلا أنه فى الدراسات الأخيرة (48, 49) قد أوضح نجاحاً محدوداً يثبت حاجة تلك الكائنات للجاليوم .

وبالرغم من أن الكوبلت Cobalt مكون لفيتامين ب١٢ وتحتاجه بعض الحيوانات ، إلا أن القليل من الطحالب الخضراء المزرقة قد أوضحت احتياجاتها له من بين النباتات (22) . أوضح إستيلز Stiles (50) حالات عديدة من تسمم النباتات من الكوبلت .

أسئلة

٥ – ١ ما هى المزرعة المائية ؟ وكيف أنها مفيدة فى دراسات التغذية المعدنية ؟ وماهى بعض المشكلات التى لا بد من أخذها فى الحسبان بواسطة العلماء فى هذا العمل ؟

٥ – ٢ أذكر بعض التطبيقات التجارية للعديد من المحاصيل التى يمكن أن تنمو فى المزرعة المائية وما الذى يجب عمله فى المستقبل .

٥ – ٣ بالإضافة للتغذية المعدنية ، إشرح الإستخدامات التجريبية الأخرى للمزرعة المائية على سبيل المثال ، هل من الممكن أن تدخل كيماويات أخرى بخلاف عناصر الأملاح إلى النبات خلال المزارع المائية ؟

٥ – ٤ لماذا تسمى كل من عناصر : Mn, Zn, B, Cu and Mo عناصر نادرة ؟

٥ – ٥ إشرح الإصطلاحات التالية:« المزرعة المائلة » ''Slope culture'' ، ومزارع التنقيط drip culture والمزرعة الرملية Sand culture .

٥ – ٦ أذكر المصادر فى التربة التى تستمد منها النباتات العناصر التالية : الفسفور ، الكلسيوم ، المغنسيوم ، البوتاسيوم ، الكبريت ، الحديد ، المنجنيز ، النحاس ، الزنك ، البورون ، المولبدنيوم .

٥ – ٧ توجد عناصر أخرى خلاف الخمسة عشر عنصراً الأساسية ربما تكون أساسية لنمو وإنمائية النبات . ما هى بعض هذه العناصر وما هو دورها الفسيولوجى المحتمل ؟

٥ – ٨ كيف يمكنك تحديد أن العنصر أساسى لنمو النبات وإنمائيته ؟

٥ – ٩ التكلس الزائد فى العادة يسبب نقص عناصر معينة فى النبات . ما هى تلك العناصر ولماذا يسبب التكلس هذا النقص ؟

٥ – ١٠ لماذا تعتبر درجة pH التربة هامة ليسرية العناصر وامتصاصها لعناصر معينة بواسطة النبات ؟

قراءات مقترحة

Arnon, I. 1974. *Mineral Nutrition of Maize*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.

Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239–298.

Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. New York: Wiley.

Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition*. London: English University Press.

Mengel, K., and E.A. Krikby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.

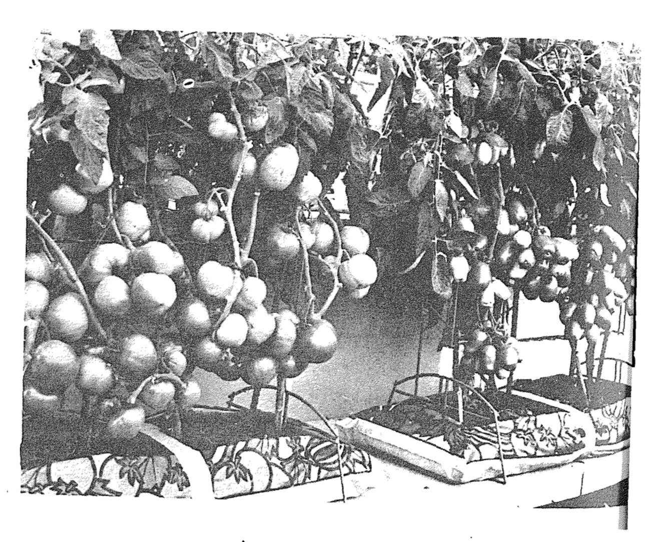
Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Sutcliffe, J.F., and D. Baker. 1974. *Plant and Mineral Salts*. London: Edward Arnold.

الفصل السادس

إمتصاص وانتقال الأملاح المعدنية

Mineral Salt Absorption and Translocation



نباتات طماطم وفلفل نامية فى تربة مكونة من مخلوط البيث[1] الطبيعى وخليط من العناصر الأساسية.
مهداه من : Fision Horticulture Division, Bramford, Ipswich, Suffolk, England

(١) البيث peat – هو خليط من بقايا العديد من النباتات وهو يستخدم بكثرة لتنمية نباتات الصوب وأكثرها استخداماً هو البيث موسز peat mosses أى مخلفات الحزازيات القائمة والمنبطحة .

لقد ناقشنا فى الفصل الخامس وجود وصلاحية وميسورية العناصر الضرورية فى التربة . والخطوة التالية سوف نتناول فيها تحديد كيفية إختراق هذه العناصر نسيج الجذر وكيفية انتقالها خلال النبات .

لقد افترض الباحثون الأوائل أن الأملاح الغير عضوية تحمل إلى داخل النبات سلبياً مع امتصاص الماء ، وأن إنتقال هذه الأملاح الممتصة إلى أجزاء النبات المختلفة يعتمد على تيار النتح فى النبات . إلا أن هذه الافتراضات لا تفسر الفروق والخلافات الواضحة فى تركيب الملح فى أنسجة النبات ووسط نمو النبات . ويُعتقد أن المواد النشطة أزموزياً تنتشر على طول منحدر تدرج التركيز من التربة إلى النبات . والتركيز الأزموزى داخل الخلية يظل باستمرار منخفضاً من خلال استعمال واستهلاك المواد الممتصة فى عمليات التمثيل الغذائى (الأيض metabolism) . والنظرية الأزموزية كافية لتفسير الامتصاص ولكنها لا تأخذ فى الاعتبار الانتقال السريع للأملاح بمجرد امتصاصها . مرة أخرى فإن تيار النتح يشترك هذه المرة فقط فى المساعدة على انتشار الأملاح لا امتصاصها . وهكذا كانت المحاولات المبكرة لتفسير امتصاص الملح وانتقاله تبنى على الميكانيكيات الفيزيقية وقد أهملت بالكامل أهمية الطاقة الأيضية .

إلا أنه فى هذه الأثناء جاء الفسيولوجى البارع فيفر Pfeffer (47) الذى جاء بتقرير ناقض بشدة كل النظريات السابقة عن امتصاص الأملاح وألقى الظل على تيار النظريات الشائعة فى ذاك الوقت . فلقد أعلن فيفر أن « طبيعة البلازما من المحتمل أنها تمكن المادة من الاتحاد كيميائياً مع العناصر البلازمية ، ثم تنتقل داخلياً حيث تنفرد حرة مرة أخرى » . هذا الرأى يتفق جيداً مع نظرية الحوامل فى امتصاص الأملاح والتى تنال القبول العام الآن .

وكما هو الحال عندما يحاول أحد الاعتراض على ما هو راسخ فى الأذهان وشائع الاعتقاد فقد لاقت تلك النظرية التى أستهجنها علماء ذلك الوقت كل الحذر وأثارت الاعتراضات ولم تؤخذ بجدية كافية ، حيث برزت واستمرت التفسيرات « والموديلات » لشرح وتفسير امتصاص الملح على ضوء الميكانيكيات الفيزيقية . وفى خلال الثلاثينات من هذا القرن فقد أوضحت الأبحاث أخيراً أن امتصاص الملح يعتمد فى معظمه على الطاقة الأيضية — أى أن امتصاص الملح دائماً ذا سيادة نشطة . إلا أن الامتصاص السلبى ما زال مقبولاً لدينا لأهميته لتراكم الأيونات لذلك فإننا سنناقشه بالتفصيل عند التحدث عن الامتصاص النشط .

الإمتصاص السلبى Passive Absorption

الفراغات الخارجية والظاهرية الحرة Outer and Apparent Free Spaces

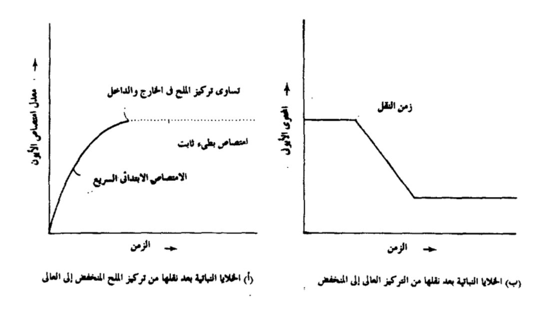
يحدث امتصاص الملح من خلال ملامسة المجموع الجذرى لغرويات التربة أو محلول التربة . ما هى الميكانيكيات التى تعمل على مرور الأملاح الغير عضوية الذائبة من محلول التربة إلى النبات ؟ . بين العديد من الباحثين أن هناك امتصاص سالب للأيونات أو امتصاص غير أيضى . فلقد وجدوا أنه عندما تنقل خلية أو نسيج نباتى من وسط ذو ملح منخفض التركيز إلى وسط متوسط أو عالى التركيز النسبى للملح يكون هناك إمتصاص يبدأ سريعاً للأيونات يتبعه بطء فى هذا الامتصاص الذى يكون تحت التحكم الأيضى (أنظر شكل ٦ - ١) ، ولا تتأثر الفترة الابتدائية السريعة فى الامتصاص بدرجة الحرارة أو المثبطات الأيضية - أى أن الطاقة الأيضية لا تشترك فى هذا الامتصاص . ولو أعيد النسيج السابق إلى وسط ذى تركيز ملح منخفض فإن بعض الأيونات التى أخذت سوف تنتشر خارجة إلى الوسط الخارجى . وبمعنى آخر فإن جزءاً من الخلية أو النسيج المغموس فى محلول الملح يكون مفتوحاً للإنتشار الحر free diffusion للأيونات . ولأن الإنتشار الحر يعنى أن الأيونات تتحرك بحرية إلى داخل أو إلى خارج النسيج ، وجزء النسيج المفتوح للإنتشار الحر سوف يصل إلى حالة الاتزان مع الوسط الخارجى وتركيز الأيونات فى هذا الجزء يكون مساوياً لذلك الموجود فى الوسط الخارجى . والجزء من الخلية النباتية أو النسيج الذى يسمح بالانتشار الحر يطلق عليه الفراغ الخارجى outer space .

وبمعرفة مبدأ الفراغ الخارجى ، بدأ العلماء إدراجهم فى حساب حجم هذا الفراغ للخلية النباتية أو للنسيج ، فقد غمسوا النسيج فى محلول معروف التركيز ، وسمح له بالوصول إلى الاتزان ثم قدرت كمية الملح التى أخذت .

ولقد وجد هوب Hope واستيفنس Stevens (28) أنه عندما تغمس أطراف جذور الفاصوليا فى محلول "KCl" فإنها تصل إلى حالة الاتزان بعد ٢٠ دقيقة . وهذا الانتشار العكسى لكلوريد البوتاسيوم يحدث فى غياب الطاقة الأيضية ، وحجم النسيج المستخدم اعتبر ليشمل جزءاً من السيتوبلازم . وفى عمل تالى لهوب Hope (27) أوضح أن حجم النسيج المقاس الذى يسمح بالانتشار الحر يزداد عندما يزداد تركيز كلوريد البوتاسيوم فى المحلول الخارجى ، وبالتالى يثبط الانتقال المنشط ، لذلك فنحن نفترض فقط أن التراكم السلبى للأيونات ضد منحدر تدرج التركيز لا بد أن يحدث . وقد أطلق اصطلاح

الفراغات الظاهرية الحرة apparent free spaces ليعبر عن الحجم الملائم والمتطابق لنفاذية وانتشار الأيونات الحرة .

كيف تتراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز (جهد كيميائى) بدون اشتراك الطاقة الأيضية ؟ هنا صيغ عديدة للامتصاص السلبى تعرف بالتبادل الأيونى ion exchange، وتأثير واتزان دونان Donnan effect and equilibrium ، والتدفق الكتلى للأيونات mass flow of ions ، وهى المسئولة عن تحرك الأيونات ضد منحدر تدرج الجهد الكيميائى .



شكل ٦ – ١ : (أ) امتصاص الأيون بواسطة الخلايا فى محلول ملح مرتفع نسبياً . الامتصاص الابتدائى السريع لا يتأثر بالمثبطات الأيضية . (ب) النتائج التى تعقب إعادة الخلايا إلى محلول منخفض . جزء فقط من الخلايا ينفتح للإنتشار الحر .

التبادل الأيونى Ion Exchange

الأيونات المدمصة على أسطح الجدر الخلوية أو أغشية الأنسجة ربما تتبادل مع أيونات المحلول الخارجى المغموس فيه النسيج . وقد سبق لنا أن شرحنا ميكانيكيات تبادل أيونى مشابه بين محلول التربة وغرويات التربة فى الفصل السابق . دعنا نفترض على سبيل المثال أن كتيون K^+ المحلول الخارجى يتبادل مع أيون الهيدروجين H^+ المدمص على أسطح الغشاء ، عندئذ يمكن للأنيونات أن تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل الحرة بنفس

الطريقة ، وبالتالى فإن ميكانيكيات التبادل الأيونى سوف تسمح بالإمتصاص الكبير للأيونات من الوسط الخارجى والذى يعبر عنه بالانتشار الحر free diffusion

تأثير واتزان دونان Donnan Effect and Equilibrium

نظرية تأثير واتزان دونان تتناول تأثير الأيونات المثبتة أو غير المنتشرة . دعنا نضرب مثلاً فى ذلك ، ألا وهو الغشاء المنفذ لبعض الأيونات دون الأخرى والذى يفصل بين الخلية والوسط الخارجى . ودعنا نفترض أنه على الجانب الداخلى لهذا الغشاء يوجد تركيز من الأنيونات من تلك التى لا تنفذ من خلال الغشاء (البروتينات المحملة بشحنات كهربية سالبة تعتبر مثلاً للأنيونات المثبتة) . والآن ، لو أن الغشاء السابق يسمح بحرية مرور الكتيونات والأنيونات خلاله من المحلول الخارجى ، فإن أعداداً متساوية من الكتيونات والأنيونات من المحلول الخارجى سوف تنفذ عبر الغشاء حتى يحدث الاتزان . هذا الاتزان عادة لا بد أن يتزن كهربائياً أيضاً ، إلا أنه يحتاج ويتطلب كتيونات إضافية لتوازن الشحنات السالبة للأنيونات المثبتة على الجانب الداخلى للغشاء (أنظر شكل ٦ — ٢) ، وبالتالى فإن تركيز الكتيونات سوف يصبح أكبر فى المحلول الداخلى عن ذلك الذى يوجد فى المحلول الخارجى . وأيضاً وبسبب الزيادة فى الشحنة السالبة والتى ترجع إلى الأنيونات السالبة ، فإن تركيز الأنيونات فى المحلول الداخلى سوف تصبح أقل عن ذلك التركيز لهذه الأيونات فى المحلول الخارجى .

وعندما يتساوى حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات فى المحلول الداخلى مع حاصل ضرب الأنيونات والكتيونات فى المحلول الخارجى فيمكن الوصول إلى اتزان دونان طبقاً للمعادلة التالية :

$$[C_i^+]\,[A_i^-] = [C_o^+]\,[A_o^+]$$

حيث :

C_i^+ = الكتيونات فى الداخل

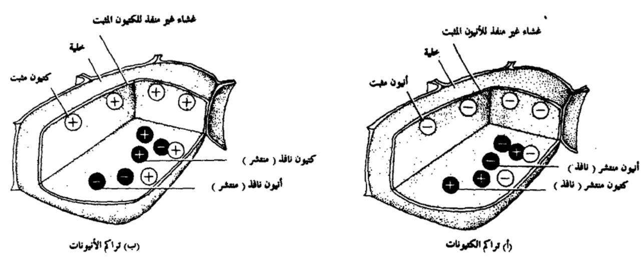
A_i^- = الأنيونات فى الداخل

C_o^+ = الكتيونات فى الخارج

A_o^- = الأنيونات فى الخارج

وهكذا فإن تراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يمكن حدوثه دون الحاجة إلى الطاقة الأيضية حتى يصل اتزان دونان . ولا بد أن نتذكر مع ذلك أنه على الرغم من أن هذه الميكانيكية يحتمل ألا تحدث فى النسيج النباتى كما وصف هنا ، إلا أنها تستخدم

كأحد التفسيرات المقترحة لشرح تراكم الأيونات السلبى ضد منحدر تدرج التركيز كاستجابة لمنحدر الجهد الكهربى الكيميائى electrochemical potential gradients .



شكل ٦ - ٢ : إنتشار (نفاذ) الأيون عبر الأغشية .

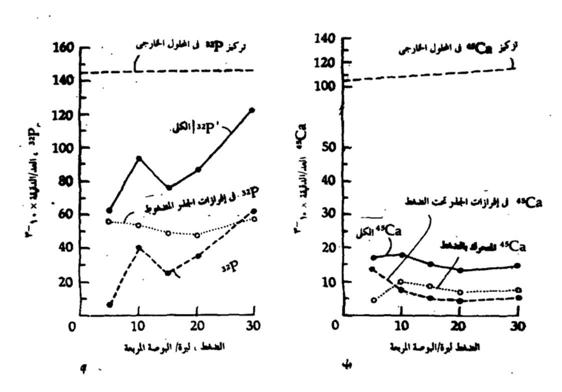
التدفق الكتلى للأيونات Mass Flow of Ions

يعتقد بعض الباحثين أن الأيونات يمكن أن تتحرك خلال الجذور على طول حركة تدفق الماء (30, 31, 35, 36) . وطبقاً لهذه النظرية فإن زيادة تيار النتح لا بد أن يسبب زيادة فى امتصاص الأيونات ، وحدوث ذلك يعتبر مقبولاً بصفة عامة (53) ، إلا أن تأثير النتح هل هو مباشر أو غير مباشر ما زال غير واضح . يرى بعض الباحثين أن النتح يؤثر تأثيراً غير مباشراً على امتصاص الأيونات عن طريق إزالة الأيونات بعد انطلاقها إلى أعمدة الخشب مسببة بذلك التخفيف زيادة فى نشاط امتصاص الأيونات (9, 10, 26) . ويعارض ذلك تلك الاقتراح الذى ينادى بأن الأيونات تتحرك مع التدفق الكتلى مع الماء من محلول التربة خلال الجذور وبالتالى إلى المجموع الخضرى . إحدى أو كلتا هاتين الميكانيكيتين قد تكون جزءاً من الصورة العامة لامتصاص الأملاح بواسطة النباتات ، ومن الصعب إثبات أو عدم إثبات أيا من النظريتين .

فى بحث أجراه لوبوخسينسكى Lopushinsky (39) على نباتات الطماطم المقطوعة القمة قد أيد بطريق غير مباشر الرأى الذى ينادى بأن زيادة النتح تحدث زيادة فى امتصاص الملح . بإضافة درجات مختلفة من الضغط الهيدروستاتيكى إلى المجموع الجذرى للطماطم

المقطوع قممها فى غرف ضغط مغلقة ومحتوية على محاليل مغذية من الفسفور النشط إشعاعياً (^{32}P) والكلسيوم المشع (^{45}Ca) ، وقد تمكن من تقدير أن الزيادة فى الضغط الهيدروستاتيكى تسبب زيادة فى كمية الفسفات والكلسيوم المتحركة إلى داخل خشب الجذر ، ولقد قدر ذلك بواسطة تحليل سائل الجذر المتصاعد للفسفور والكلسيوم المشعين تحت الضغط الجذرى العادى وأيضاً تحت تأثير ظروف زيادة الضغط الهيدروستاتيكى (أنظر شكل ٦ — ٣) . وبالرغم من أنه فى التجربة السابقة يدفع الماء إلى أعمدة الخشب إلا أن النظام يشابه إلى حد ما ذلك الذى يسحب منه الماء خلال أعمدة الخشب كما فى النتح . وفى كلتا الحالتين فإن زيادة تدفق الماء سواء المتسبب عن زيادة الضغط الهيدروستاتيكى أو من سحب النتح فإن النتيجة هى زيادة فى امتصاص الأيونات الكلى .

من هذه المناقشة قد تعلمنا أنه على الأقل جزء من الملح الكلى يُمتص بواسطة النبات ربما عن طريق الامتصاص السلبى بالإنتشار الحر للأيونات من خلال الفراغات الظاهرية



شكل ٦ — ٣ : تأثير الضغط على معدل : (أ) تحرك (^{32}p) (ب) تحرك (^{45}Ca) إلى الخشب لجذور الطماطم . ^{32}Pأو ^{45}Ca فى الإفرازات الجذرية الناشئة عن الضغط توجد كميات من الأيونات النشطة إشعاعياً تتحرك إلى خشب الجذر فى غياب استخدام الضغط . ^{32}P أو ^{45}Ca المتحركة بالضغط توجد نوعاً من ^{32}P الكلى أو ^{45}Ca الكلى مصاحبة بتحرك الماء تحت الضغط المستخدم .

From W. Lopushinsky. 1964. Plant Physiol. 39:494.

الحرة للأنسجة ، وتراكم الأيونات ضد منحدر تدرج التركيز يكون محتملاً تحت الظروف السابقة والذى يرجع إلى : ميكانيكيات التبادل الأيونى أو تحت تأثير وتوازن دونان . والتدفق الكتلى للأيونات خلال أنسجة الجذر يكون أيضاً محتملاً بمساعدة الشد النتحى . وجميع هذه الميكانيكيات تحدث فى غياب الطاقة الأيضية .

النقل النشط Active Transport

لقد أوضح التحليل المباشر للعصارة الفجوية للنباتات المغموسة فى محلول معروف تركيز الملح فيه صعود كل من الأنيونات والكتيونات فى النبات صعوداً غير متكافئاً ضد منحدر تدرج التركيز . وفوق ذلك فإن امتداد هذا التراكم هو ذلك الذى يعرف بالميكانيكيات الكهروكيميائية ، وأن التبادل الأيونى وتأثير واتزان دونات لا يكفيان لتفسير هذا التراكم الذى يحدث . والتحليل الكيميائى لتراكم الأيونات فى عصير نباتى طحلب نيتيللا[1] (Nitella clavata) وطحلب فالونيا[2] (Valonia macrophysa) التى قام بها هوجلاند Hoagland (24) قد أعطت صورة ممتازة لكل من التراكم والصفات الاختيارية لميكانيكيات امتصاص الملح فى النبات (أنظر شكل ٦ — ٤) .

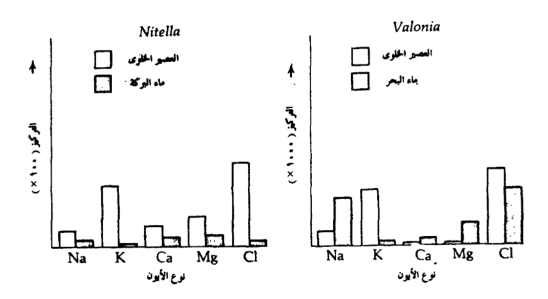
وبما أن تراكم الأيونات يُثبط عندما يُثبط النشاط الأيضى فى النبات (بانخفاض الحرارة أو نقص الأوكسجين أو باستخدام المثبطات الأيضية ... إلخ) لذلك فيمكن القول بأنه يلزم لحدوث هذا التراكم فى النبات الحصول على الطاقة الأيضية .

والنقل النشط هو نقل الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . ولقد اقترح عدة ميكانيكيات لشرح فكرة النقل النشط ولم تنل أى منها القبول العام . إلا أن جميع الميكانيكيات المقترحة قد قبلت المبدأ القائل أن النقل النشط للأيون عبر الغشاء غير المنفذ يتم بمصاحبة وسيط وهو « الحامل » "carrier" ذلك المركب الموجود فى الغشاء .

---

(١) طحلب من طحالب المياه العذبة (قد يعرف إسم الجنس بـ little star أى النجم الصغير من الطحالب الخضراء Chlorophyta من عائلة Charophyceae

(٢) طحلب من طحالب المياه البحرية الحارة (من الطحالب الخضراء) Chlorophyta من عائلة Valoniaceae وقد يعرف بـ Sea-bottle أى زجاجة (أو قنينة) البحر .

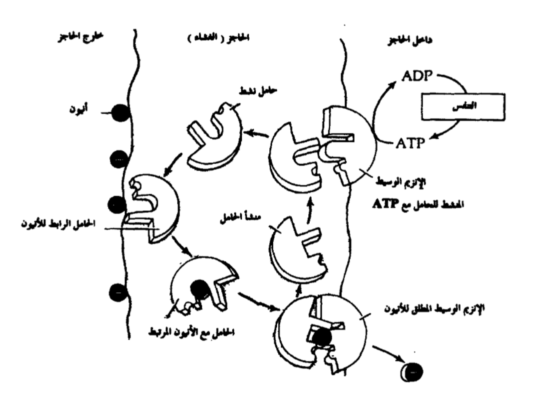


شكل ٦ – ٤ : التركيزات النسبية للأيونات فى العصير الخلوى لـ (Nitella clavata) و (Valonia macrophysa) للمقارنة ولتوضيح أن الأيونات يمكن أن تتراكم عكس منحدر تدرج التركيز ، كما تشاهد التركيزات النسبية لهذه الأيونات فى بيئة النمو .

فكرة الحامل Carrier Concept

الفراغات الداخلية inner space هى تلك الفراغات التى توجد فى النسيج أو الخلية والتى من خلالها تنفذ الأيونات بمساعدة الطاقة الأيضية . أين ينتهى الفراغ الخارجى ويبدأ الفراغ الداخلى ذلك لم يثبت جلياً بعد . ومع ذلك فإن قياسات حجم الفراغات الظاهرية قد اقترحت أنه فى بعض الحالات أن جزءاً من السيتوبلازم يسمح للانتشار الحر للأيونات . والمساحة أو الحاجز بين الفراغ الخارجى والداخلى غير منفذ للأيونات الحرة . والمرور عبر هذه المساحة قد يعتقد أنها تحتاج إلى تدخل حامل معين والذى يرتبط مع الأيونات فى الفراغ الخارجى ثم يطلق هذه الأيونات فى الفراغ الداخلى . ويحتمل أن يكون الحاجز غالباً هو الغشاء البلازمى plasmalemma .

وأهم ملامح نظرية الحامل هو افتراض توسط « معقد الحامل والأيون » "Carrier-Ion Complex" أو ارتباط الحامل مع الأيون فى مركب واحد والذى يسهل تحرك الأيون عبر الحاجز غير المنفذ . والأيونات المنفردة إلى الفراغات الداخلية لا يمكنها التحرك خارجياً ومن ثم فإنها تتراكم . وشكل ٦ – ٥ يوضح فكرة الحامل فى صورة مبسطة .



شكل ٦ – ٥ : أنموذج (موديل) مبسط لفكرة حامل الأنيونات . نفس الميكانيكية توضح أيضا انتقال الكتيون

فى هذا التصور ، فإن الحامل الأيونى ينشط أولاً . والتنشيط يحتاج إلى الـ ATP والإنزيم المناسب . وطبقاً لرأى بعض الباحثين فإن الإنزيم هو الكينيز Kinase (الفسفوكينيز phosphokinase) الذى يؤثر على عملية الفسفرة phosphorylation أى تنشيط الحامل (فسفرة الحامل) . ويرى البعض أن التنشيط كتغير تركيبى فى الحامل ، الذى يشجع ويكمل إحكامه مع الأيون . والحامل النشط ربما يُكَونُ معقد مع الأيون عند سطح الحاجز الخارجى ليكون معقد الحامل الأيونى والذى ينشق عنه عند سطح الحاجز الداخلى . وفى بعض موديلات الـ ATP فإن الإنزيم (من المحتمل أنه من الفسفاتيز phosphatase) ربما يتوسط انشطار الفسفور بفقد الأيون بسبب ضعف القابلية لحالة الحامل غير المنشط ، لذلك فينطلق الأيون إلى الفراغ الداخلى (عادة السيتوبلازم أو من المحتمل الفجوة) . وربما يمكن تمثيل تلك العملية التى تحدث عند الحاجز طبقاً للخطوات التالية :

1. carrier $\xrightarrow[\text{ATP} \quad \text{ADP}]{\text{kinase}}$ carrier*
(carrier activation)

2. carrier* $\xrightarrow{\text{ion (+ or −)}}$ carrier*-ion
(carrier-ion complex)

3. carrier*-ion $\xrightarrow{\text{phosphatase?}}$ carrier + ion
(ion release)

ولقد لقيت فكرة الحامل تأييداً واسعاً بين العديد من الباحثين منذ كونها فان دن أونرت Van den Honert فى عام ١٩٣٧ . وهناك ثلاث سمات(١) لامتصاص الملح والنقل النشط تؤيد بشدة صحة فكرة الحامل .

تبادل النظير Isotopic exchange :

جزء الأيون الممتص المصاحب للنقل النشط هو فى الغالب غير متبادل مع الأيونات من نفس النوع فى الفراغ أو الوسط الخارجى ، هذا وقد ساعدت الأيونات المشعة بصفة خاصة فى الكشف عن هذه الملاحظة . قد أوضح إبستين Epstein (18) تلك الحقيقة فى أنه لا يمتنع فقط الانتشار العكسى ولكن أيضا يمتنع تبادل النظير فى امتصاص الأيونات النشط وهذا يعنى افتراض غشاء غير منفذ بشدة للأيونات الحرة . وبما أن الأيونات تمتص فلا بد أن نُعزى تحركها عبر الغشاء غير المنفذ إلى تدخل الحوامل . وقد بينت تجربة ليجيت وإبستين Leggett and Epstein (37) بوضوح هذا التحليل .

درس ليجيت وإبستين إمتصاص الكبريتات ذات الكبريت المعلم (^{35}S) بواسطة جذور الشعير المفصولة ، فقد وجدا بعد فترة من إمتصاص S^*O_4 أن الامتصاص الكلى للكبريتات يمكن فصله إلى نوعين : S^*O_4 منتشر ، S^*O_4 ممتص امتصاصاً نشطاً . وتسمح الجذور بامتصاص الكبريتات المعلمة من محلول $K_2S^*O_4$ لمدة ٦٠ دقيقة . قدرت الكمية الكلية للكبريتات المعلمة الممتصة لبعض عينات الجذور ، أما العينات الأخرى فقد

---

(١) بالطبع هى تبادل النظير Isotopic exchange ، وتأثيرات التشبع Saturated effects والتخصص Specificity .

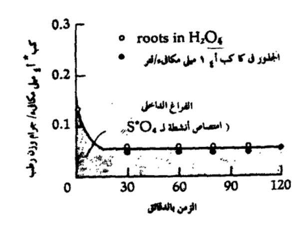
وضعت فى الماء أو فى محلول من ($CaSO_4$) غير مشع لفترات مختلفة من الوقت حتى ١٢٠ دقيقة أطلق على هذه الفترة « بفترة عكس الامتصاص » "desorption period" وخلالها تتحرك الكبريتات فى انتشار حر إلى خارج نسيج الجذر . وغمس الجذور فى محلول $CaSO_4$ يسمح لأى نظير بالتبادل الذى لا بد أن يحدث . وأثناء فترة عكس الإمتصاص يحدث فقد سريع للكبريتات المعلمة والتى تعقبها فترة خلالها لا يوجد مزيد من الفقد ، (أنظر شكل ٦ – ٦) . الفقد السريع الابتدائى بالطبع يرجع إلى انتشار S^*O_4 من تلك المساحات فى الجذر التى تسمح بالإنتشار الحر والإنتشار العكسى للأيونات أى الفراغ الخارجى . وذلك الجزء من الكبريتات المعلمة المتبقية يشير إلى تلك الأيونات ذات النقل النشط إلى الفراغ الداخلى . أيونات الكبريتات فى الفراغ الداخلى لا تستطيع الإنتشار خارجياً خلال فترة « عكس الإمتصاص » ولا تستطيع أن تتبادل مع النظير الثابت لأيون SO_4 فى محلول $CaSO_4$.

تأثيرات التشبع Saturation effects

بعض التأييد لفكرة الحامل تأتى من الملاحظات الدالة عن أنه عند زيادة تركيز الملح العالى فى الوسط المحيط فيبدو أن معدلات الامتصاص تقترب من الانعدام – وبمعنى آخر فإن نقطة التشبع تقترب من نهايتها ، والتى عندها تكون جميع المواقع النشطة على الحوامل مشغولة . وعند ذلك يمكن أن نرى بسهولة التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع الموجود فى التفاعلات الإنزيمية . وحقيقة الحد الأقصى لمعدل الامتصاص ربما تمتد لفترة طويلة نسبية مما يرجع اشتراك عدد محدود من الحوامل العاملة لدرجة أن نقول أنه تحت أقصى كفاءة فإن المواقع النشطة على الحوامل فى الحالة السابقة تكون مشغولة طوال الوقت ، وبمجرد أن يطلق الحامل الأنيون فى الفراغ الداخلى ، فإنه فى الحال يُشغل بأنيون من الفراغات فى المساحات الخارجية للنسيج . وبالتالى عند نقطة التشبع فإن الدورة تكون دائماً فى حركة مستمرة ولا تستطيع أن تسير أسرع بزيادة تركيز الملح . شكل ٦ – ٧ يعطينا مثلاً عن تأثير مستويات التركيز من امتصاص الفسفات بواسطة خلايا طحلب الكلوريلا[1] Chlorella

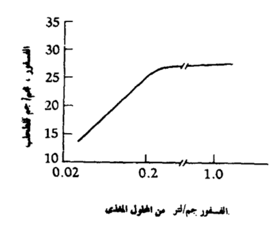
---

(١) طحلب الكلوريلا من الطحالب الخضراء Chlorophyta وحيدة الخلية – وهو مادة علمية جيدة فى تجارب الفسيولوجى وهو من طحالب المياه العذبة وقد كثر الحديث عنه أخيراً كغذاء للحيوانات والإنسان على حد سواء نظراً لنموه السريع تحت الظروف المثالية



شكل ٦ – ٦ : فصل الكبريتات الممتصة إلى منتشرة وأخرى نشطة الامتصاص . قبل وقت الصفر ، جذور الشعير المفصولة قد عرضت لـ S^*O_4 ، ٥, ميللى مكافىء/لتر لمدة ٦٠ دقيقة .

عن : J.E. Leggett and E. Epstein 1956. Plant Physiol 31:222



شكل ٦ – ٧ : المحتوى الفسفورى للكلوريلا النامية فى محاليل مغذية محتوية على تركيزات مختلفة من الفسفور.
عن : H.J. Krauss and J.W. Porter 1954. Plant Physiol. 29: 229.

التخصص Specificity :

يقدم مبدأ الحامل تفسير معقول للحقيقة القائلة أن الجذور تمتص الأيونات بالاختيار المميز ، أى أن الأيونات تُمتص بمعدلات مختلفة وتتراكم بمستويات مختلفة فى نسيج الجذر ، وبالتالى تدل على وجود الحوامل المعينة المتخصصة . هذا التخصص يكون شديداً مع الأيونات ذات السلوك الكيميائى غير المتشابه ولكن هذا التخصص يكون ضعيفاً أولاً يظهر التخصص مع الأيونات ذات السلوك المتشابه . هذا وقد لاحظ إبستين وهاجن Epstein and Hagen (19) أن الكتيونات أحادية التكافؤ للبوتاسيوم ،

والسيزيوم Cesium والروبيديوم rubidium تنافس بعضها البعض على نفس أماكن الارتباط – أى أن معدل إمتصاص الروبيديوم يمكن أن يقلل بإضافة البوتاسيوم أو السيزيوم إلى المحلول المغذى . زيادة تركيز الروبيديوم يمكن أن يتغلب على التأثير المثبط للكتيونين الآخرين . لا الصوديوم ولا الليثيوم lithium يثبطان امتصاص الروبيديوم وبالتالى يتبين أماكن ارتباط مختلفة على الحامل لهذه الأيونات . وجد أن السيلينيت Selenate يثبط امتصاص الكبريتات ولكن لا يثبط امتصاص الفسفات أو النترات (37) .

مرة أخرى يمكننا أن نجد حالة مماثلة لنشاط الإنزيم مع مادة التفاعل enzyme-Substrate . دراسات تثبيط الإنزيم بالمنافسة معروفة جيداً وعادة ما تشرح على أساس التجاذب المتبادل لمادة التفاعل والمثبط على الأماكن النشطة على الإنزيم[1] . والحامل يشبه الإنزيم وربما يكون له أماكن ارتباط والتى تجذب أيونين أو أكثر ، ويمكن أن تميز بين الأيونات كما يفعل الإنزيم بين مواد التفاعل المختلفة . والتشابه الموجود فى نشاط الحوامل والإنزيمات هو سند قوى لتأييد مبدأ الحامل فى الامتصاص النشط للملح .

مضخات الأيون Ion Pumps

لاحظ الباحثون الأوائل أنه بالرغم من أن تراكم الملح يعتمد على الطاقة الأيضية إلا أنه يُظهر عدم وجود علاقة كمية بين امتصاص الملح والتنفس . لذلك فقد طالب لونداجارد وبورستوم Lundegordh and Burström (42) أن هذه العلاقة تنشأ بين امتصاص الأنيون وبين ما يسمى التنفس الأنيونى أو التنفس الملحى . فقط لاحظا أن معدل التنفس يزداد عندما ينقل النبات من الماء إلى محلول الملح . والكمية التى يزداد بها التنفس فوق التنفس العادى (أو تنفس الأساس ground respiration) وذلك بنقل النبات أو النسيج من الماء إلى محلول الملح تعرف بتنفس الملح Salt respiration .

والملاحظات الأولية للنداجارد وبورستوم قد امتدت وتطورت للعمل على نظرية الامتصاص النشط للملح بواسطة لونداجارد Lundegordh (40, 41) . وقد افترضت نظرية لونداجارد ما يأتى :

١ – إمتصاص الأنيون مستقل ولا يعتمد على امتصاص الكتيون ويحدث بميكانيكيات مختلفة .

---

(١) أى أن المثبط بالمنافسة يحتل الأماكن النشطة على الإنزيم مما يمنع مادة التفاعل الأصلية من الارتباط على أماكن النشاط بالإنزيم .

٢ - ينشأ منحدر فى تدرج تركيز الأوكسجين من السطح الخارجى إلى السطح الداخلى للغشاء وبالتالى يحفز الأكسدة على السطح الخارجى واختزال على السطح الداخلى .

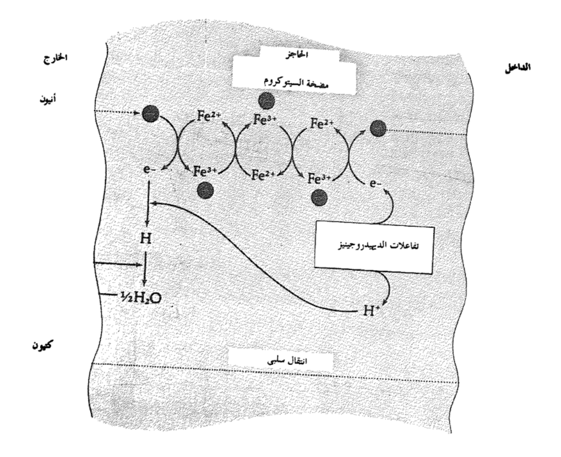
٣ - النقل الفعلى للأنيونات يحدث من خلال النظام السيتوكرومى .

وبما أن هناك علاقة كمية بين امتصاص الأنيون والتنفس الملحى وبما أن هذه العلاقة لا تنشأ بامتصاص الكتيون ، لذلك فقد رجحت أن الأنيونات فقط هى التى تنقل بالطريق النشط . تثبيط التنفس الملحى وبالتالى تثبيط امتصاص الأيون بواسطة السيانيد Cyanide أو أول أكسيد الكربون دفع لونداجارد إلى اقتراح أن انتقال الأنيونات يكون خلال توسط إنزيم سيتوكروم أكسيديز Cytochrome oxidase وهذه السيتوكرومات ربما تكون الحوامل الأنيونية .

ونماذج « موديلات » المضخات السيتوكرومية لم يتم العمل عليها بالتفصيل بعد ويحتمل أنها لا تعكس بدقة الطريق الذى تسلكه السيتوكرومات فى الكائنات الحية . على سبيل المثال ، هذه السيتوكرومات غير معروف وجودها فى الأغشية الخارجية . كما أننا نعرف مع ذلك أن السيتوكرومات ترتبط بصفة أساسية بالتراكيب الغشائية الداخلية للجسيمات الخلوية (مثل البلاستيدات الخضراء والميتوكندريا كما سوف يشرح فى الفصول القادمة) .

سوف نتناول نموذجين (مودلين) لمضخات امتصاص الملح لكى نوضح محاولات العلماء الأوائل لتقديم الأساس لتفهم فكرة ومبدأ الحامل . لا بد أن نتذكر أن النماذج هى آلات عمل فقط working tools وهى مبررات غير مقبولة كميكانيكية دقيقة. شكل ٦ - ٨ يوضح نظرية السيتوكروم للنداجارد فى امتصاص الملح .

طبقاً لنظرية لونداجارد فتفاعلات الديهيدروجينيز على السطح الداخلى للحاجز تنتج البروتونات (H^+) والإلكترونات (e^-). والإلكترونات المنتجة تتحرك خارجياً فى اتجاه سلسلة السيتوكروم ، وتتحرك الأنيونات داخلياً (أنظر شكل ٦ - ٨) . عند السطح الخارجى للحاجز يتأكسد حديد السيتوكروم المختزل ، ويفقد ألكترون ويلتقط أنيون . والألكترونات المنطلقة تتحد مع البروتون والأوكسجين لتكوين ماء . وعند السطح الداخلى للحاجز فإن الحديد المؤكسد للسيتوكروم يصبح مختزلاً بإضافة الإلكترون المنطلق من تفاعل الديهيدروجينيز . ينفرد الأنيون على الجانب الداخلى للحاجز فى هذا



شكل ٦ – ٨ : نظرية السيتوكروم للنداجارد لامتصاص الملح . الإمتصاص النشط للأيونات (A^-) بواسطة « مضخة السيتوكروم » "Cytochrome pump" امتصاص الكتيونات (M^+) يكون سالبياً .

التفاعل الأخير . وتمتص الكتيونات امتصاصاً سلبياً لتعادل اختلاف الجهد الناشيء عن تراكم الأنيونات على السطح الداخلى للحاجز .

وعلى الرغم من أن نظرية النقل السيتوكرومى تساعد على تصور اشتراك الطاقة الأيضية فى امتصاص الأيونات إلا أن عدداً من الباحثين لا يؤمن بهذه التفاصيل من الناحية العلمية . على سبيل المثال فقد وجد كل من روبرتسون وويلكنز وويكس (52) Robertson, Wilkins and Weeks أن ٤,٢ – داى نتروفينول 2,4 dinitrophenol (DNP) المثبط للأكسدة الفسفورية ، يزيد التنفس ولكنه يقلل امتصاص الملح . هذه النتيجة توضح أن إنتاج الـ ATP لا بد أن يبرز فى أى نظرية لتراكم الأنيون . والاقتراح الأصلى الذى ينادى بأن الأنيونات قادرة على تحفيز التنفس قد وقع تحت هجوم واسع . على سبيل المثال ، وجد كل من هاندلى وأوفرستريت Handley and Overstreet (21) أن كلاً من أيونات البوتاسيوم والصوديوم تحفز التنفس . وأخيراً لو أن هناك حامل واحد

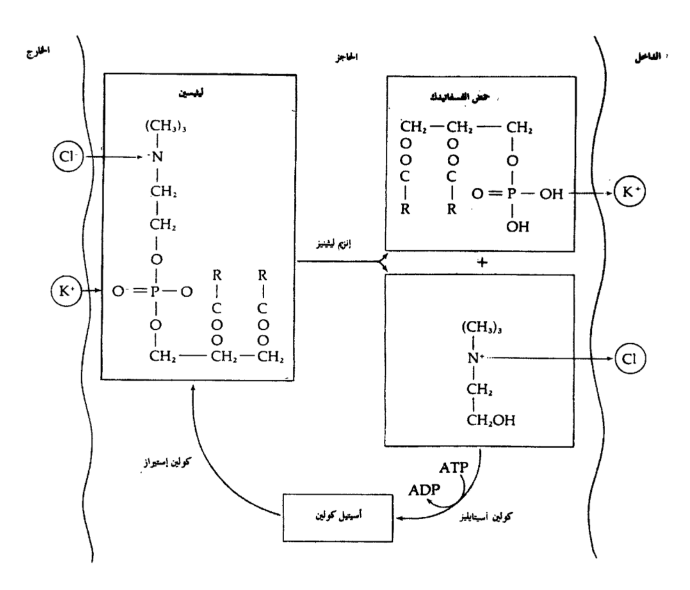
لجميع الأنيونات فإن التنافس على مواقع الارتباط بين الأنيونات لا بد أن يكون ظاهراً . فأنيونات الكبريتات والنترات والفسفات مع ذلك لا تتنافس مع بعضها .

ميكانيكية حامل الـ ATP ATP Carrier Mechanism

ما وجده روبرتسون وويلكنز وويكس Robertson, Wilkins and Weeks (52) من أن ٢ ، ٤ داى نتروفينول يثبط امتصاص الملح كان دليلاً قوياً على اشتراك الـ ATP فى الامتصاص النشط للملح . التركيزات المنخفضة من هذا المركب تمنع بالكامل تكوين الـ ATP بدون أن تؤثر أو تزيد من التنفس وعلى ذلك فإن الـ ATP قد يكون ضرورياً للمضخات الأيونية .

اقترح بنيت – كلارك Bennet-Clark (2) ميكانيكية للامتصاص النشط للملح الذى يستخدم فيها الـ ATP . هذا الباحث قد اقترح أن الفسفوليبيدات phospholipids ربما تكون مهمة فى نقل الإلكترون عبر الأغشية غير المنفذة . وفى هذا النقل فإن الليثيسين lecithin (فسفوليبيد) يتكون أيضياً ويتحلل مائياً بطريقة دائرية – يلتقط أثنائها الأيونات من على السطح الخارجى ويطلقها بالتحليل المائى إلى الفراغ الداخلى . وتمثيل واحد على الأقل من مركبات دورة الفسفاتيد تحتاج إلى الـ ATP (أنظر شكل ٦ – ٩) . مرة أخرى فإن هذا النموذج يواجه عقبات خطيرة عندما نطبقه على النباتات الحية . على سبيل المثال لا تحتوى النباتات على الليثيسين والكولين choline أو استراز الكولين ولما كانت النباتات تحتوى على مواد مشابهة ، فعلى ذلك ، نماذج (موديلات) من هذه الطبيعة لا بد أن تمد بفكرة عمل جاد وهام .

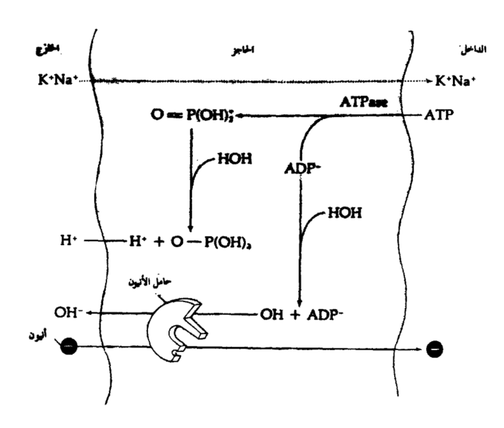
ويبدو منطقياً أن نفترض أن الـ ATP يقدم الطاقة اللازمة للنقل . وقد أوضح النموذج العام الذى قدمه هودجز Hodges (25) وفيه يوضح أن تحلل الـ ATP مهم فى نقل أيونات الـ (H^+) عبر الأغشية (أنظر شكل ٦ – ١٠) وكجزء من النموذج فإن إنزيم ATPase يساعد على تحويل الـ ATP إلى كتيون الفسفوريل وأنيون ADP^- . يتفاعل كتيون الفسفوريل $[O{=}P(OH_2)]^+$ مولداً H^+ وأيونات H^+ المنتجة بهذه الطريقة تتراكم خارج الخلية مع توليد تدرج منحدر للـ pH عبر الغشاء (جهد الغشاء الناقل transmembrane potential) ، أما الأنيونات (ADP) فتظل فى الخلية . فى العديد من الخلايا توجد الشحنات السالبة وتنجذب الكتيونات والتى تنفذ خلال المسام (قنوات Channels) الموجودة فى الغشاء (الغشاء البلازمى – plasmalemma) بالتبادل مع H^- . قد أطلق هيجنبوثام Higinbotham (22, 23) على هذه العملية إصطلاح « الأزموزية الكهربية »



شكل ٦ – ٩ : دورة الفسفاتيدات . الأيونات من الفراغات الخارجية تجذب بواسطة الليثيسين والتحلل المائى « لمعقد الليثيسين – الأيون » يطلق الأيونات إلى الفراغ الداخلى . ثم يعاد تمثيل وتكوين الليثيسين .

"electroosmosis" . والتخصص فى امتصاص الأيون قد تكمن فى طبيعة المواد الكميائية المبطنة للمسام . هذه الكيماويات (مضادات حيوية antibiotic) ربما تتفاعل اختيارياً مع بعض الأيونات ، أما الأيونات الأخرى تمر أو تتحرك خلال الغشاء . وقد اقترح هودجز Hodges أيضا أن أنيون ADP^- فى السيتوبلازم يتفاعل مع الماء لإطلاق OH^- وطبقاً لذلك فإن OH^- قد يتبادل مع الأنيونات الأخرى .

كما هو موضح فى شكل ٦ – ٩ ، ربما يشترك الـ ATP بازدواج الطاقة المباشرة فى تكوين الحامل ، إلا أن الدليل على تايد هذه الفكرة غير موجود أو ناقص .



شكل ٦ – ١٠ : دور الـ ATP فى نقل أيون الهيدروجين . لاحظ الاختصارات :
أدينوزين ثلاثى الفسفات (ATP) ، أدينوزين ثنائى الفسفات ADP) ، كتيون الفسفوريل $[O{=}P(OH)_2]^+$
أيون الهيدروكسيل (OH^-) **الهيدروجين** (H^-) .

عن : **From H. Lundegardh 1950. Physiol. Plant. 3: 103**

جهد الغشاء الناقل ومعادلة نرنست

Transmembrane Potential and Nernst Equation

جهد الغشاء الناقل أو جهد التيار الكهربى (فولتاج voltage) يتولد عبر الغشاء نتيجة لاختلاف تركيزات الأيونات على كل جانب (من هذا الغشاء) ولما كان هذا هو الجهد الكهربى (voltage) فإنه يمكن قياسه بمجموعة من الإلكترودات electrodes وفولتاميتر Voltmeter (جهاز قياس الجهد الكهربى) . يستخدم الكترود إبَرِى needlelike (ألكترود دقيق microelectrode) لقياس عصير الخلية من خلال ثقب يصل إلى الفجوة . أما الألكترود الآخر فيعمل خارج الخلية كمرجع للألكترود الآخر ، ويقاس فرق الجهد بين داخل وخارج الخلية . لا بد أن نتذكر أن فرق الجهد المقاس

يرجع إلى خواص الغشاء الذى يؤثر على نفاذيته وبدرجة أكبر على انتقال الأيونات . وضع أيونات الأيدروجين إلى خارج الخلية واحتفاظ الخلايا بالأنيونات سوف يوجد منحدر كهروكيميائى electrochemical وبالتالى جهد غشائى ناقل . ويمكن أن نستخلص من نموذج « موديل » هوذجز Hodges (شكل ٦ — ١٠) امتداد الجهد الغشائى الناقل الذى يؤثر مباشرة على نفاذية الغشاء النسبى للكتيونات ، مرجحين أن الغشاء منفذ لهم .

فيما يختص بنقل الأيونات نتيجة الاستجابية لمنحدر التدرج الكهربى عبر الغشاء ، فإن صافى التحرك سوف يتناقص عندما يحدث الاتزان بين جهدها الكهربى وجهدها الكيميائى ، يمكننا استخدام معادلة نرنست لتحليل هذا الاتزان وتقييم إذا ما كان تراكم الأيونات يرجع إلى الامتصاص السلبى أو الامتصاص النشط . وتظهر معادلات نرنست كما يلى :

$$\Psi_i - \Psi_o = E$$

$$E = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[C_o^+]}{C_i^+} = \frac{RT}{n \cdot F} \ln \frac{[A_i^-]}{[A_o^-]}$$

Ψ_i = الشحنة الكهربية الداخلية

Ψ_o = الشحنة الكهربية خارج الخلية (الوسط)

E = جهد الغشاء الناقل (لليفولت)

R = ثابت الغاز

T = درجة الحرارة المطلقة

F = ثابت فاراداى

n = تكافؤ الأيونات

C_i = تركيز الكتيون (مولاريتى) داخل الخلية

C_o = تركيز الكتيون (مولاريتى) خارج الخلية

A_i = تركيز الأنيون (مولارينى) داخل الخلية

A_o = تركيز الأنيون (مولارينى) خارج الخلية

من هذه المعادلة يمكننا أن نرى أنه عندما تكون E أقل من الواحد تكون الخلية سالبة الشحنة حيث لا بد أن تكون $[C_o^+]/[C_i^+]$ أقل من الواحد . عند الاتزان فإننا نتوقع أن

الكتيونات تتراكم داخل عصير الخلية . وأيضا تحت هذه الظروف التى عندها تكون E أقل من الواحد ، فإن $[A_i^+]/[A_o^-]$ لا بد أن تكون أقل من الواحد وأن تركيز الأنيون فى خارج الخلية أعلى منه فى داخل الخلية . والعبرة من هذه الملاحظات المبنية على أساس معادلة نرنست هى أن العصير الخلوى يمكن أن يحتوى على كتيونات متراكمة من تلك الموجودة فى المحلول المغذى للبيئة بدون نقل نشط للكتيون . وبمعنى آخر أن الكتيونات لا تنتقل عند منحدر التدرج الكهروكيميائى . إلا أنه لو أن تركيز الكتيونات فى الداخل يكون أعلى من ذلك المتوقع بمعادلة واتزان نرنست ، لذلك فإن جزءاً أو كل عملية التراكم تكون ضد منحدر التدرج الكهروكيميائى وتتميز عندئذ بالنقل النشط .

عملياً ، لتقدير النقل النشط أو النقل السلبى للأيونات ، فيقاس تركيز الأيونات فى الداخل والخارج . كما يقاس أيضا جهد الغشاء الناقل (E) . تركيزات الأيونات يعوض عنه فى معادلة نرنست لنصل إلى حساب جهد الغشاء الناقل (E- calculated) أى قيمة E حسابياً) وتستخدم العلاقة التالية للتفريق بين هل هى عملية الامتصاص النشط أم الامتصاص السلبى .

D = (E- measured - (E- calculated)

D = (E المقاسة) − (E المحسوبة)

لو كانت D (الفرق أو القوة الدافعة) قيمتها سالبة وكان الأيون كاتيون فإن الكتيون يتراكم بالنقل السلبى . والقيمة الموجبة تدل على أن الكتيون امتص بالعملية النشطة . ولو كانت قيمة D سالبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص النشط ، ولو كانت قيمة D موجبة للأنيون فهذا يدل على الامتصاص السالب . وفى النبات الكامل فإن الحالة لا تكون دائماً بالصورة القاطعة التى ذكرت هنا . ولتقدير العملية التى تشترك فى تراكم الأنيون طبقاً لمعادلة نرنست فإن الخلايا (الأنسجة أو الأعضاء النباتية) لا بد أن تكون فى حالة اتزان عندما تجرى القياسات . هذه الحالة غاية فى الصعوبة عند التنفيذ . إلا أن جدول ٦ – ١ يعطى بعض الأرقام النظرية التى تعزز الطريقة المشروحة .

الخلايا النباتية المشحونة بشحنات سالبة تدل على أن امتصاص الأنيون يكون بالطريقة النشطة (ضد منحدر تدرج الجهد الكهربى) وأن انتقال الكتيونات يكون فى الغالب بالطريقة السلبية . هذه الملاحظة لانتقال الكتيون تؤكد النقطة المذكورة سابقاً .

جدول ٦ – ١ : القيم النظرية توضح حساب تقدير إذا ما كانت الأيونات تتراكم طبقاً للنقل السلبى أم النقل النشط .

الأيون	قيمة E المحسوبة	قيمة E المقاسة	D	طريقة النقل
cation	−120	−80	−40	سلبى
cation	−120	−175	+55	نشط
anion	−120	+100	−220	نشط
anion	−120	−100	+20	سلبى

العوامل المؤثرة على امتصاص الملح Factors Affecting Salt Absorption

الأنشطة الفيزيقية والكميوحيوية biochemical للكائنات الحية معرضة للتأثيرات البيئية الخارجية والداخلية . ليس هناك استثناء فى امتصاص الملح ، حيث أنه يسرع أو يبطىء أو يحفظ تحت ديناميكية الاتزان وذلك كله بواسطة العوامل المتغيرة دائماً . ولقد تعود العالم أن يقوم بدراسة تأثير كل عامل على حدة وذلك بضبط والتحكم فى البيئة ثم يقوم بدراسة العامل المراد دراسته . وقد فعل العلماء ذلك فى عملية امتصاص الملح ، ولدينا الآن الكثير من التصور عن سير هذه العملية تحت الظروف الطبيعية المتغيرة (وقد يكون هذا التصور غير كامل) . هذا وسوف نتناول بالشرح تأثيرات الحرارة ، pH ، الضوء ، والإجهاد الأوكسجينى ، وتأثير الفعل المتبادل والنمو على امتصاص الملح .

درجة الحرارة Temperature

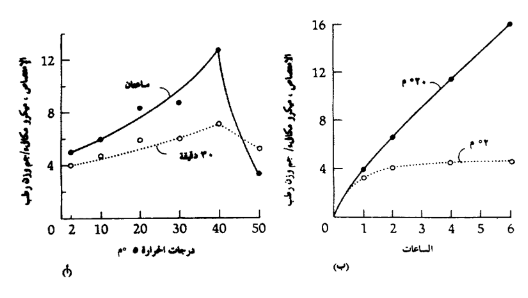
بصفة عامة تؤدى زيادة الحرارة إلى إسراع امتصاص الملح . إلا أن تأثير الحرارة على امتصاص الملح تُحصر فى مدى ضيق نسبياً . وبالإضافة إلى إسراع امتصاص الملح ، فإن زيادة درجة الحرارة الأزيد من الحد الأقصى تمنع وتحدد بالكامل العملية (أنظر شكل ٦ – ١١) . ومن المحتمل أن حدوث التأثيرات المثبطة للحرارة العالية يرجع إلى الإخلال فى طبيعة الإنزيمات أو فى تمثيل وبناء بعض المكونات الأساسية اللازمة لامتصاص الملح .

تغيرات الحرارة تؤثر على كل من عمليات الامتصاص السلبى والامتصاص النشط . معدل الانتشار الحر على سبيل المثال يعتمد على الطاقة الحركية الذاتية للجزيئات والأيونات المنتشرة ، والتى بدورها تعتمد على درجة الحرارة . لذلك فإن تخفيض درجة

الحرارة سوف يبطىء أى عملية تعتمد على الانتشار الحر . وبالطبع فإن درجات الحرارة المنخفضة سوف تبطىء من التفاعلات الكيميوحيوية الموجودة فى النقل النشط .

تركيز أيون الأيدروجين Hydrogen Ion Concentration

ميسورية الأيونات فى محلول التربة يتأثر بعمق بتركيز أيون الأيدروجين . تأين الألكتروليتات electrolytes أو أرقام التكافؤ للأيونات المختلفة الأنواع تتأثر بالتغير فى الـ pH . على سبيل المثال ، أيونات الفسفات أحادية التكافؤ $H_2PO_4^-$ هى صورة الفسفور الأكثر امتصاصاً بواسطة النباتات . إلا أنه عندما تقترب البيئة من الـ pH القلوى فإن الناتج الأول سوف يكون الفسفات ثنائية التكافؤ (HPO_4^{2-}) ثم يعقبه تكوين الفسفات ثلاثى التكافؤ (PO_4^{3-}) والأيون ثنائى التكافىء شحيح الميسورية للنبات ، أما الثلاثى التكافؤ فهو غير ميسور كليةً للنبات . وبالتالى فإن الأيون أحادى التكافؤ يمتص بسرعة عن ذلك الأيون الثنائى التكافؤ ، ويسرع من امتصاص الفسفات الـ pH الحامضى. وقد وجد روبرتسون Robertson (51) أنه طالما أن البورون يمتص على صورة الحامض الكامل H_3BO_3 أو كأيون $H_2BO_3^-$ لذلك فلابد أن يمتص أسرع عند انخفاض الـ ph. وعلى النقيض للملاحظات السابقة عن الأنيونات فإن زيادة الـ pH سوف تحفز امتصاص الكتيونات .



شكل ٦ – ١١ : (أ) تأثير الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقراص الجذر المغسولة . (ب) امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة أنسجة أقراص الجزر المغسولة فوق فترة طويلة من الوقت .

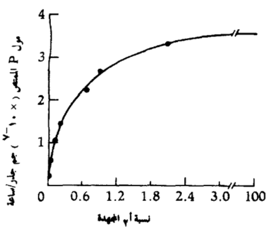
بينت العديد من التجارب تأثير قليل للـ pH كما قدر على النمو (51) أما التأثيرات الواضحة للـ pH فهى تحدث غالباً عندما يُثبط ميسورية الأيون . لو أن تركيز الأيون عالى بدرجة كافية فإنه من الصعب أن يُرى نقص لهذا الأيون على النبات على المدى الفسيولوجى لقيم الـ pH . بالطبع عند قيم الـ pH الخارجة عن المدى الفسيولوجى فإن الأنسجة النباتية تتحطم وكذلك الحوامل وسوف يؤدى ذلك إلى تثبيط الامتصاص .

الضــــوء Light

تأثير الضوء على فتح وغلق الثغور وعلى التمثيل الضوئى تؤثر تأثيراً غير مباشر على الامتصاص . الثغور المفتوحة تزيد من التدفق الواسع للماء فى الإنسياب النتحى وهذا بالتالى يؤثر على امتصاص الملح . والطاقة الناتجة من عملية التمثيل الضوئى تقدم الطاقة اللازمة لامتصاص الملح ، كما يعطى الأوكسجين ظروف محسنة للامتصاص النشط للأيونات .

الإجهاد الأوكسجينى Oxygen Tension

الطور النشط لامتصاص الملح يثبط بغياب الأوكسجين . فى الحقيقة هذه الملاحظة هي التى أيدت بشدة النظريات المبكرة على النقل النشط . شكل ٦ - ١٢ يوضح التأثير الشديد للأوكسجين على امتصاص الفسفات .

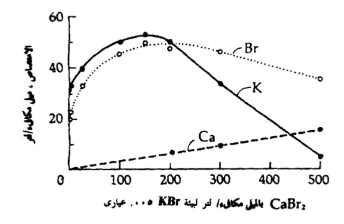


شكل ٦ - ١٢ : تأثير الأوكسجين على امتصاص الفسفات بواسطة جذور الشعير المستأصلة الموضوعة فى محاليل فسفات (١ × ١٠^-٤ مول) عند pH ٤ .

عن : H.T. Hopkins. 1956. Plant physiol. 13: 155.

تأثير الفعل المتبادل Interaction Effect

ربما يتأثر امتصاص أيون ما بوجود أيون آخر . ففى دراسة على امتصاص (بروميد البوتاسيوم KBr بواسطة جذور الشعير المستأصلة ، وجد فيتس Viets (58) أن امتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكلسيوم ، والمغنسيوم ، وبكتيونات عديدة التكافؤ أخرى فى البيئة الخارجية . وقد وجد فيتس تأثير مزدوج للكلسيوم على امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين . وقد وجد أن امتصاص البوتاسيوم والبرومين يكون أقل فى غياب الكلسيوم ، ولكنها تقل بعد زيادة تركيز الكلسيوم فوق الحد الأعلى (أنظر شكل ٦ – ١٣) . وقد وجد أيضاً أفرستريت وجاكبسون وهاندلى Overstreet Jacobson and Handley (46) هذا التأثير للكلسيوم . امتصاص المغنسيوم يتأثر أيضاً عكسياً فى وجود الكلسيوم (45) .



شكل ٦ – ١٣ : تأثير ال Ca على امتصاص ال K و Br عند التركيزات المنخفضة من الـ Ca ، فإن امتصاص كل من الـ K و Br يزداد . وعندما يزداد تركيز الـ Ca فإن امتصاص الـ K و Br يثبط .

عن : **F.G. Viets. 1944. Plant Physiol. 19: 466.**

وصف إيبستن وهاجن Epstein and Hagen (19) تبادل الفعل للعديد من الأيونات (K, Cs, Li, Rb and Na) كمنافسين لأماكن الربط على الحوامل . على سبيل المثال فقد وجدا أن كلاً من البوتاسيوم والروبيديوم والسيزيوم تتنافس مع بعضها البعض على الارتباط الدورى بالمواقع النشطة على الحوامل . وعلى النقيض فإن كلا من الليثيوم والصوديوم لا تتنافس وبالتالى لأن لهما أماكن ربط مختلفة . وقد وجد أخيراً أن الباريوم والكلسيوم والأسترنشيوم Strontium تتنافس مع بعضها البعض على الأماكن النشطة التى هى غير مشمولة بالامتصاص النشط للمغنسيوم (20) .

والتداخل وتبادل الفعل بين الأيونات يبدو أنه مرتبط أساساً بالقابلية والتخصص فى مواقع الربط على الحوامل . فإذا كان هناك عدد كافى من هذه المواقع فلا يظهر أى تداخل أو تنافس ، والأيونات التى تتبادل فى الربط على هذه المواقع سوف تمتص بالسرعة والكفاءة القصوى . وأيضا إذا كانت مواقع الربط لأيون ما عالى التخصص لهذا الأيون ، فإن امتصاصه لا بد أن لا يتأثر بوجود أيونات أخرى .

النمـــو Growth

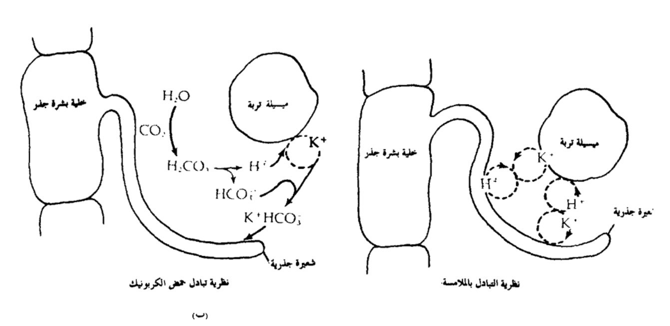
لفترة زمنية قصيرة فإنه من الممكن دراسة امتصاص الملح بواسطة أنسجة النبات بدون تدخل النمو . إلا أنه ، وعلى المدى الطويل من الزمن ، فإن امتصاص الملح يمكن أن يتأثر بشدة النمو . حيث أن نمو النسيج أو النبات ربما يزداد فى المساحة السطحية وعدد الخلايا وبناء أماكن ربط جديدة أو بناء حوامل جديدة ، تلك العوامل التى تحفز امتصاص الملح . زيادة حجم الماء الممتص بواسطة الخلية الناضجة ربما تخفف من تركيز الملح الداخلى وبالتالى يزداد نشاط الامتصاص .

وعندما نتناول نمو النبات الكامل بدلاً من الأنسجة ، لابد أن نأخذ فى الحسبان الأطوار المختلفة لنمو النبات وتأثيرها على امتصاص الملح . على سبيل المثال عندما يكبر الجذر فى العمر فإن المساحات السابقة فى الجذر التى كانت تشترك فى امتصاص الملح تصبح مسبرنة بكثافة heavily suberized ولا تستطيع أن تمتص الملح . النمو الخضرى والنشاط الأيضى المصاحب لمرحلة النمو الخضرى يستوجب مطالب واحتياجات عالية من عديد من العناصر ، كما أن الزيادة فى المجموع الخضرى تؤدى إلى زيادة فى تحرك الماء ، والذى قد يؤثر على الامتصاص السلبى وانتقال الأملاح .

الامتصاص والانتقال Absorption and Translocation

كيف تنتقل الأملاح فى النبات ؟ ميسورية المغذيات فى التربة وفى الطور السائل للتربة قد شرحت فى نظريتين : « نظرية التبادل بالملامسة » "contact exchange theory" ، ونظرية « تبادل حمض الكربونيك » "carbonic acid exchange theory" . وكلتا النظريتين قد دُوفِع عنها وانتقدتا ولكنهما ما زالتا أفضل تفسيرٍ لميسورية الأملاح المعدنية للنبات فى التربة (أنظر شكل ٦ – ١٤) .

وطبقاً لصاحبى نظرية التبادل بالملامسة ، جينى وأوفرستريت Jenny and Overstreet (32, 33) فقد تتبادل الأيونات من عامل ادمصاصى إلى عامل ادمصاصى آخر (غروى الطين وغروى الجذر) دون مشاركة الألكتروليتات الحرة أى أن الأيون قد يُدمص بواسطة جذور النبات دون أن يذوب أولاً فى محلول التربة وقد فسر صاحبا هذه النظرية ذلك كنتيجة لإلتحام المسافات المتذبذبة المتلامسة للأيونات المدمصة . فالأيون مدمص ألكتروستاتيكى لحبيبة صلبة مثل جذر النبات أو ميسيلة الطين وليس ممسوكاً بإحكام تام وقوى جداً ولكنه يتذبذب فى نطاق ضيق من الحجم الفراغى . لو أن هناك إدمصاصيان قريبين من بعضهما البعض بدرجة كافية فإن حجم التداخل لأيون ما مدمص على حبيبة ما يلتحم مع الحجم المذبذب لأيون مدمص آخر على حبيبة أخرى وقد يحدث التبادل بينهما (أنظر شكل ٦ - ١٤ - أ)



شكل ٦ - ١٤ : نظريتا التبادل بالملامسة ، وتبادل حمض الكربونيك . الهيدروجين من الجذر يتبادل مع K^+ على سطح ميسيلة الطين . تبادل حمض الكربونيك يشمل تكوين حمض الكربونيك من CO_2 . ويتحلل حمض الكربونيك حيث يدمص أيون H^+ إلى سطح ميسيلة التربة ويحل محله K^+ والذى يمكن أن يدمص إلى خلايا الجذر .

يلعب محلول التربة دوراً هاماً فى نظرية تبادل حمض الكربونيك حيث يمد البيئة بتبادل الأيونات بين الجذر وميسيليات الطين . وطبقاً لهذه النظرية فإن CO_2 التنفس ينطلق بواسطة الجذر ، ويكون حمض الكربونيك (H_2CO_3) بملامسة محلول التربة . وفى محلول التربة يتفكك حامض الكربونيك ليكون كتيون (H^+) والأنيون (HCO_3^-) .

وينتشر أيون الهيدروجين إلى ميسيليات الطين حيث يمكن أن يتبادل مع الكتيونات المدمصة على أسطح الطين . والكتيونات المدمصة أصلاً على أسطح الطين تنطلق إلى محلول التربة ، وهنا تكون حرة للإنتشار على سطح الجذر حيث يمكن أن تمتص بالتبادل مع H^+ أو كزوج من الأيونات مع البيكربونات (أنظر شكل ٦ - ١٤ ب)

والامتصاص الفعلى للأملاح بواسطة الجذور هو كل من السلبى والنشط . فتحرك الأملاح داخل الفراغات الحرة الظاهرية هو تحرك سلبى والذى يرجع إلى الانتشار الحر للأيونات . وهناك بعض الخلط فإلى أى مساحة من الخلية تشغل بالفراغات الظاهرية الحرة . بعض الباحثين ، مثل ليفيت Levitt (38) حصر وجودها فى جدر الخلايا ، أما البعض الآخر فقد اقترح أن جزءاً من السيتوبلازم يمكن أيضا أن يشمل على فراغات ظاهرية حرة . الفراغات الداخلية حيث تتراكم الأملاح إلى تركيزات عالية عن تلك الموجودة فى الوسط الخارجى ، فيعتقد أنه يشمل جزء من السيتوبلازم والفجوة . ويأخذ ما سبق فى الاعتبار ، فلا بد أن نقدر كيف يتحرك الملح الممتص من السطح الخارجى للجذر عبر القشرة ثم إلى داخل تجويف الخلايا الميتة الموصلة فى العمود الوعائى .

والأيونات الممتصة يعتقد أنها تتحرك بحرية نوعاً فى الجذر حتى الأندودرمز (البشرة الداخلية للجذر) حيث أن اختراقها أبعد من ذلك قد يعاق بواسطة شريط كاسبرى Casparian Strip . وحساب حجم الفراغات الظاهرية الحرة بواسطة بتلر Butler (11) وإيبستن Epstein (17) قد أيد الرأى بأن الطاقة الأيضية لا تلزم للأملاح المعدنية لكى تصل إلى الأندودرمز .

ربما تتحرك الأيونات المنتشرة نسبياً بغير إعاقة خلال جدر الخلايا المبتلة (النظام الميت apoplast) والنظام الحى symplast للبلازمودزماتا (خيوط السيتوبلازم التى تعبر من خلية إلى أخرى) . وفى هذا الخصوص فإن جميع السيتوبلازم لخلايا القشرة يمكن أن يرتبط من خلال البلازمودزماتا ، وهذه التراكيب تقدم طريق ممتاز لتحرك الملح .

ولتوضيح كيفية انتقال الأملاح عبر الأندودرمز ثم تحركه إلى تجويف الأوعية الخشبية حيث تتراكم ضد منحدر تدرج التركيز تعتبر مشكلة محيرة لعدد من السنين . وكما هو الحال فى تراكم الأملاح فى الفجوات الخلوية الذى يعتبر عملية نشطة فإنه أيضاً تستخدم الطاقة الأيضية فى تراكم الأملاح فى أوعية الخشب . فخلايا الأندودرمز تمثل حاجزاً

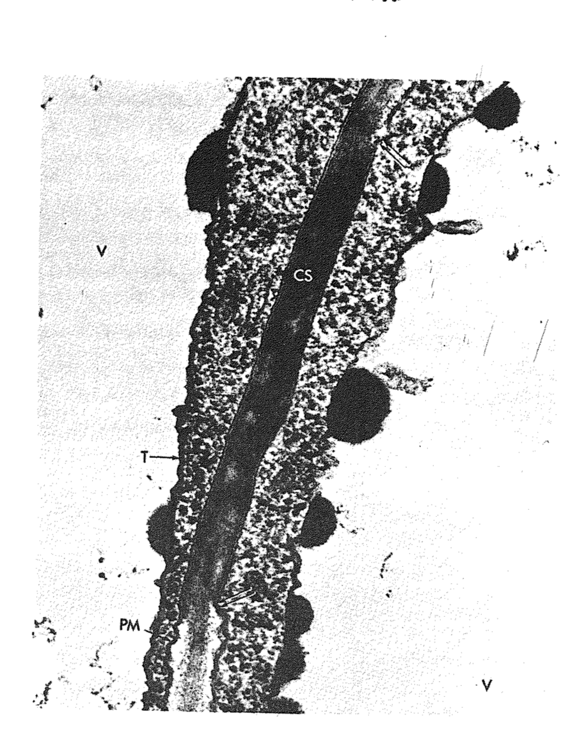
للإنتشار السلبى للأيونات ، ويعتقد أن شريط كاسبرى يمثل الصورة المتحكمة فى هذا الشأن (أنظر شكل ٦ - ١٥) . وبسبب هذا الشريط فالمواد الموجودة فى المحلول لا يمكنها العبور لا بين الجدر أو خلال جدر خلايا الأندودرمز . ولا تستطيع أن تمر بين البروتوبلازم والجدار وذلك بسبب التماسك القوى للبروتوبلاست إلى شريط كاسبرى ، وبالتالى فالطريق الوحيد الصالح هو خلال البروتوبلاست .

لقد اقترح العلماء نظريات مختلفة لشرح مرور الاملاح عبر الأندودرمز ثم إلى الخشب . وأكثر تلك النظريات قبولاً هى المؤسسة على فرض وجود منحدر متدرج لنقص O_2 وزيادة CO_2 من القشرة إلى الأسطوانة الوعائية (15) . والخلايا الحية التى تتوسط بين أوعية الخشب لا بد بالتالى أن تحتوى على مستوى منخفض من النشاط الأيضى . ولما كانت الطاقة لازمة لتراكم الملح ضد منحدر تدرج التركيز لمسّك هذا الملح ، فهذه الخلايا الداخلية على النقيض من خلايا القشرة تحبذ فقد الأملاح . وعلى ذلك فإن العملية تكمن فى أن الحامل يعمل من القشرة فى اتجاه الاسطوانة الوعائية (14) . ولأن الإنتشار العكسى خلال شريط كاسبرى غير المنفذ يكون مستحيلاً فيكون هناك فقد فى اتجاه واحد للملح إلى فراغ الأوعية الخشبية .

دورة الأملاح Circulation of Salts

تنتقل الأملاح المتراكمة فى أوعية خشب الجذر إلى المجموع الخضرى فتتوزع ويعاد توزيعها خلال النبات كله . على سبيل المثال ، الأملاح المعدنية التى وصلت إلى الأوراق يمكن أن تسحب منها قبل تساقط الأوراق ويمكن أن تنتقل إلى أجزاء النبات الأخرى (إلى أماكن التكاثر أو إلى الأوراق الأصغر عمراً) . كما أن هناك أيضا إعادة توزيع عام للعناصر ذات التحرك العالى فى النبات .

وبصفة عامة فإن توزيع العناصر يأخذ طريقه خلال الأنسجة الوعائية . ولتحديد أى من النسيج الوعائى تمر خلاله الأملاح من مكان لآخر فى النبات قد مَثل صعوبة كبيرة أمام علماء فسيولوجيا النبات قبل اكتشاف العناصر المشعة . فمنذ اكتشاف العناصر المشعة اكتشف العلماء طرق عديدة مختلفة لانتقال الأملاح . سوف نشرح تحرك الأملاح فى الخشب ، وفى اللحاء وجانبياً بين هذين النسيجين والخارجة من الورق .



شكل ٦ – ١٥ : خلايا الأندودرمز مع شريط كاسبرى ، الشريط المتكون من مواد ملجننة ومسبرنة ، المختصرات هى : (CS) شريط كاسبرى (PM) الغشاء البلازمى ، (T) الغشاء البلازمى الداخلى (الفجوى) (V) الفجوة،قوة التكبير × ٩٥٢٠٠ .

عن : Biophoto Associates. Dr. Myron C. Ledbetter. Brookhaven National laboratory.

انتقال الأملاح فى الخشب Translocation of salts in xylem

بسبب الملاحظات والبراهين التى تجمعت خلال الثلاثين عاماً الماضية فلا يوجد أدنى شك فى أن الملح المتراكم فى خشب الجذر يحمل إلى أعلى مع تيار النتح . وتحرك الأملاح إلى أعلى فى أنسجة الخشب قد أثبت بطرق مختلفة . تجارب التحليق ringing experiments التى أجراها العديد من الباحثين (12, 44, 48) قد أوضحت أن انتقال الأملاح إلى أعلى لا يمتنع بإزالة نسيج اللحاء . وكميات كبيرة نسبياً من الأملاح الذائبة قد وجدت فى عصارة الخشب بالتحليل المباشر . وإذا ما حملت الأملاح عبر تيار النتح فلا بد أن نلاحظ زيادة فى امتصاص الملح مع زيادة معدل النتح . فقد لاحظ ذلك كل من أرنون وإستوت وسيبوز Arnon, Stout, and Sipos[1] على نباتات الطماطم . فقد وجدوا أن الفسفات ذات النشاط الإشعاعى تتحرك إلى أعلى فى اتجاه قمة نبات الطماطم أكثر سرعة تحت الظروف المشجعة للنتح السريع (مثل الأشعة الساطعة) عنه تحت الظروف غير المشجعة . وجد ستكليف Sutcliffe (57) أنه لو ثُبط نتح الورقة بواسطة تغطية الورقة بكيس من البولى إيثيلين فإن انتقال الأملاح المعدنية إلى تلك الورقة يقل بدرجة ملحوظة .

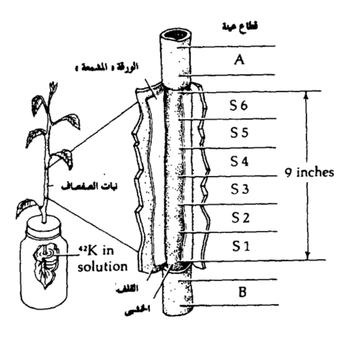
وباستخدام العناصر المشعة ، فقد حصل كل من إستوت وهوجلاند Stout and (56) Hoagland على ملاحظات « كلاسيكية » أن طريق الانتقال إلى أعلى للأملاح هو أنسجة الخشب . فقد فصلا بعناية القلف والخشب بامتداد ٩ بوصات فى طول ساق الصفصاف[1] willow ثم وضعا (حشرا) شريط من الورق المدهون شمع بين الخشب والقلف ، ولم تنقطع استمرارية نسيجى القلف والخشب وترك النبات سليماً ، ثم سمحا لنبات الصفصاف بامتصاص البوتاسيوم المشع لمدة خمس ساعات ثم بعد ذلك حللا قطاعات للمساحات المعاملة وأجزاء سليمة من الساق للبوتاسيوم المشع .

والبيانات الموضحة فى شكل ٦ - ١٦ وجدول ٦ - ٢ تُظهر بوضوح أن البوتاسيوم انتقل إلى أعلى فى نسيج الخشب . والتحليل الكيميائى لقطاعات فوق وتحت المساحة المشقوقة تفيد أن تغيراً جانبياً للبوتاسيوم بين اللحاء والخشب يأخذ طريقه بسرعة إلا أن انتقال البوتاسيوم إلى أعلى أو إلى أسفل قد تعطل . ولو افترضنا أن شريط الورقة « المشمعة » المحشورة بين القلف والخشب هو غير منفذ كلية للبوتاسيوم المعلم المحمول على طول النبات مع تيار النتح ، فحينئذ يجب أن نفترض أن بعض النقل قد

---

(١) من أشجار العائلة الصفصافية Salicaceae واسم الجنس العلمى Salix .

حدث فى نسيج اللحاء (إلا أنه بكميات دقيقة جداً) هذا الافتراض بنى على أساس اكتشاف كميات صغيرة من النشاط الإشعاعى فى القلف على طول مساحة الشق . لقد بينت تجربة إستوت وهوجلاند أن انتقال الأيونات لأعلى يحدث عادة فى نسيج الخشب وهناك تغير داخلى جانبى بين الخشب والكمبيوم واللحاء يحدث بسرعة . وهذا التغير الجانبى الداخلى بين النسيج الوعائى فى اتجاه الكمبيوم قد لُوحظ فى نباتات القطن والفاصوليا (6, 42)



شكل ٦ – ١٦ : طريقة إيجاد الإنتقال إلى أعلى والانتقال الجانبى للأملاح . فقد فصل قلف نبات الصفصاف عن الخشب باستخدام ورقة « مشمعة » . وقد ترك كل من القلف والخشب متلاصقين . وقد سمح للصفصاف بامتصاص ^{42}K – وقد حللت مساحات كاملة للبوتاسيوم المشع . S = عينة .

الانتقال الجانبى للأملاح Lateral translocation of salts :

قد لاحظنا من تجارب إستوت وهوجلاند بأنه بالإضافة إلى انتقال الأملاح إلى أعلى ، يوجد أيضاً تحرك جانبى بين الأنسجة الوعائية . وبصفة عامة فنسيج الخشب يكون منفصلاً عن اللحاء بواسطة طبقة من الخلايا الحية والتى تكون النسيج الكمبيومى Cambial tissue . وربما ينظم نسيج الكمبيوم إلى حد ما كمية الملح المحمولة خلال تيار النتح . ولو أن حركة الأملاح إلى أعلى لا تنظم بطريقة ما ، فإن مساحات معينة من النبات لا تُمد بالملح . والكمبيوم مهيئاً بطريقة ما لدرجة أنه يستطيع أيضياً وفيزيقياً أن

ينظم تحرك الملح إلى أعلى وإلى الجانب وإلى أسفل وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) أن التراكم النشط للملح بواسطة خلايا الكمبيوم ربما تعمل كمانعة ضد أى تميز فى دفع الملح إلى أعلى مع تيار النتح .

ونسيج الكمبيوم قد يميز بين الأملاح المعدنية المحمولة مع تيار النتح . فمثلاً إذا وجد عنصر معين بتركيز عالى فى اللحاء ، فينشأ توازن بين اللحاء والكامبيوم ويتدخل فى مرور هذا العنصر فى تيار النتح ومن المحتمل إهماله (4) . إلا أنه لو أن هذا العنصر يوجد بتركيز منخفض فى اللحاء فإن التراكم النشط لهذا العنصر وانتقاله الجانبى إلى اللحاء لا بد أن يحفز .

جدول ٦ - ٢ : نتائج التجربة المشروحة فى شكل ٦ - ١٦.

Source: From P. R. Stout and D.R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. Am.J. Bot.26:320.

القطاع	الفرع المشقوق		الفرع غير المشقوق	
	^{42}K فى القلف (ppm)	^{42}K فى الخشب (ppm)	^{42}K فى القلف (ppm)	^{42}K فى الخشب (ppm)
SA	53.0	47	64	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112	87	69
S3	0.3	98		
S2	0.3	108		
S1	20.0	113		
SB	84.0	58	74	67

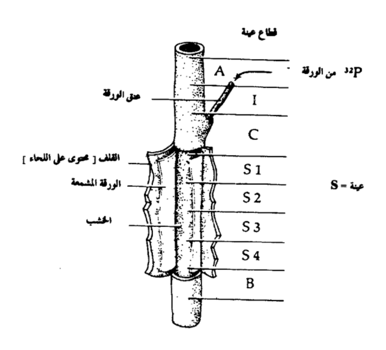
Sample = s - عينة c (ppm) = جزء فى المليون

انتقال الأملاح فى اللحاء Translocation of salts in phloem :

التحرك الابتدائى للأملاح فى الاتجاه إلى أعلى يحدث فى نسيج الخشب . إلا أنه بالرجوع إلى عام ١٩٣٥ أوضح كورتس Curtis (16) أن تحرك الأملاح المعدنية إلى أعلى ربما يحدث فى اللحاء . فقد أوضح كورتس أن نمو قمة الساق يتعرقل لو أزيلت حلقة مرتفعة نسبياً من القلف على الساق . هذه التجربة تبدو أنها تؤيد الرأى القائل أن انتقال

الأملاح إلى أعلى يحدث أيضا فى نسيج اللحاء . إلا أنه بسبب الوضع المرتفع للحلقة على الساق فى تجربة كورتس ، فإننا لا بد أن نرجح أن التأثير الأصلى على نمو قمة الساق كان بسبب تعطل حركة الأملاح السفلية الخارجة من الأوراق وجعلها تتحرك إلى أعلى فى اللحاء وليس بسبب امتصاص الجذر للأملاح . هذا الافتراض مؤسس على الملاحظة العامة أن تحليق الساق بالقرب من مستوى الجذر ليس له تأثير على التغذية الملحية .

أوضحت الدراسات التى استخدمت فيها العناصر المشعة تحرك الأملاح إلى أسفل خلال اللحاء . وتحرك الأملاح الخارج من الورقة يبين أن الأملاح تدخل إلى الوعاء الرئيسى متدفقة من مصادر الأوراق وتتحرك أولياً فى الاتجاه إلى أسفل فى نسيج اللحاء (2,42) . شكل ٦ – ١٧ وجدول ٦ – ٣ يوضحان البيانات على تحرك الأملاح فى نسيج اللحاء . ولتأكيد وتعضيد الملاحظات الأولى لكورتس Curtis ، فقد أوضحت التجربة أيضاً حركة الأملاح فى الاتجاه العلوى . جدول ٦ – ٣ يوضح أيضاً وبوضوح كامل أن الانتقال الجانبى بين الأنسجة الوعائية يحدث حيث أن كلاً من اللحاء والخشب



شكل ٦ – ١٧ : طريقة تتبع حركة ^{32}P إلى أسفل . القلف الذى يقع مباشرة أسفل عنق الورقة لنبات القطن قد فصل عن الخشب بواسطة شريط ورقة مشمعة ، وقد ترك كل من القلف والخشب متصلين . حقن الفسفور ((^{32}P)) إلى نصل الورقة التى تقع فوق المنطقة المفصولة مباشرة من الساق – بعد ساعة تم تحليل قطاعات للكشف عن ^{32}P . أنظر النتائج فى جدول ٦ – ٣ .

جدول ٦ – ٣ : نتائج التجربة التى شرحنا فى شكل ٦ – ١٧ ، كمية ^{32}P التى قدرت فى كل قطاع بالمجرام .

Source: From O. Biddulph and J. Markle. 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. Am. J.Bot. 31:65.

	النباتات المقشرة			النباتات غير المقشرة		
القطاع	قلف		خشب	قلف		خشب
A		1.11				
I	0.485		0.100		0.444	
C		0.610				
S1	0.554		0.064	0.160		0.055
S2	0.332		0.004•	0.103		0.063
S3	0.592		0.000	0.055		0.018
S4	0.228		0.004	0.026		0.007
B		0.653			0.152	

غير منفصلين . كلاً من النسيجين يشتركان فى نقل الأملاح المعدنية إلى أعلى والتى تتحرك من الورقة .

ويبدو من ذلك حدوث حركة ثنائية الجوانب للأملاح فى نسيج اللحاء والتى يعتقد أنها حركة تلقائية فى كلا الجانبين فى نفس الأنابيب الغربالية . إلا أن كرافتس Crafts (14) قد اقترح أن تحرك المواد المذابة (غير عضوية وعضوية) الخارجة من الورقة ربما تحدث فى قناتين مختلفتين من اللحاء ، إحداها فى اتجاه القمة والأخرى فى اتجاه القاعدة من النبات . والدلائل على التحرك الثنائى فى نفس القنوات أو التحرك الثنائى فى قنوات منفصلة موجودة إلا أنه من الصعب الآن الحكم على صحة إحدى هاتين النظريتين .

تحرك الأملاح الخارجة من الأوراق Outward movement of Salts from leaves

فى دراسات على التغذية المعدنية للأوراق للنباتات متساقطة الأوراق قد تبين أنه قبل تساقط الأوراق مباشرة يحدث تحرك للعناصر المغذية خارج الأوراق ، ومن بين هذه العناصر التى تتحرك خارجة من الأوراق النتروجين ، والبوتاسيوم ، والفسفور ، والكبريت ، والكلورين ، وتحت ظروف خاصة يتحرك أيضا الحديد والمغنسيوم . أما تلك التى تتبقى فى الأوراق فإنها تتضمن الكلسيوم ، والبورون والمنجنيز والسيليكون

(4) . وانسحاب العناصر المغذية من الأوراق يحدث أساسا ، عن طريق نسيج اللحاء (أنظر شكل ٦ – ١٧ وجدول ٦ – ٣) .

ودراسة تحرك الفسفور المشع الذى أعطى للأوراق بمستويات مختلفة قد أوضح أن الفسفور من هذه الأوراق القريبة من المجموع الجذرى يتحرك فى الغالب إلى أسفل إلى الجذر ، بينما الفسفور الذى يخرج من الأوراق الطرفية على النبات يتحرك فى الغالب إلى أعلى فى اتجاه قمة النبات (4,5) . وتحرك الأملاح المعدنية الخارجة من الأوراق الصغيرة النشطة التى ما زالت فى مراحل النمو النشط فى الغالب غير موجود ، وهذه الصفة تتناقص كلما تقدمت الورقة نحو النضج . والأوراق الأصغر عمراً غالباً ما تسحب المغذيات المعدنية من الأوراق الأكبر . وهذه الظاهرة أكثر ملاحظة عندما يكون هناك نقص فى العناصر مثل النتروجين والفسفور السريعى التحرك فى النبات حيث تظهر أعراض النقص أولاً على الأوراق السفلى .

الدوران وإعادة الاستخدام Circulation and Reutilization

الدراسة المبكرة التى قام بها مازون وماسكل Mason and Maskell (43, 44) قد اقترحت أن العناصر تؤخذ فى تيار النتح حيث يتم تصديرها إلى الأوراق . أما الكميات الزائدة عن حاجة تلك الأوراق فيعاد توزيعها إلى أسفل عن طريق اللحاء . والأملاح المعدنية يمكنها أن تنتقل جانباً إلى نسيج الخشب حيث قد تنتقل إلى أعلى مرة أخرى . فعناصر مثل النتروجين والبوتاسيوم والفسفور تتحرك سريعاً فى هذه الدائرة . يصعد الكلسيوم فى الساق ولكنه لا يوجد فى اللحاء .

وجد بيدلف Biddulph وزملاؤه (3,5) أن الفسفور عنصر متحرك بشدة فى النبات وقد اقترحوا احتمال وجود التحرك الدائرى المستمر . وذرة الفسفور على سبيل المثال ، ربما تعمل دورات متعددة كاملة فى النبات فى اليوم الواحد (4) . ويظهر أن تحرك الفسفور أساسى لنمو النبات . فالفسفور ضرورى خاصة فى تلك الدورات الأيضية مثل التمثيل الضوئى وتكوين النشا والجليكوليزس (التحول الجليكولى glycolysis) وتكوين الدهون والبروتينات وهكذا . وعلى ذلك فإن الفسفور ضرورى وأساسى فى قواعد متعددة فى النبات حيثما تحدث إحدى هذه العمليات . وقد اقترح بيدلف Biddulph (4) وجود بركة "pool" من الفسفور فى صورة تحت الاستخدام خلال النبات كله بتركيزات نسبية متجانسة .

والكبريت عنصر متحرك فى النباتات ولكن بسبب إدخاله السريع فى المركبات الأيضية عقب امتصاصه مباشرة وعلى ذلك فإنه لا يدور فى النبات مثل الفسفور وعندما تمتص جذور الفاصوليا الكبريت المشع فإنه ينتقل بسرعة إلى أعلى فى نسيج الخشب إلى الأوراق . وفى خلال ٢٤ ساعة فإن معظم الكبريت المعلم يوجد فى الأوراق الأصغر عمراً ، كما أن الأوراق الأكبر عمراً والأكثر نضجاً قد تفقد محتواها من الكبريت الذى يتحرك منها إلى الأوراق المستمرة فى نموها الحديثة (5) . ولما كان الكبريت يعتبر إحدى مكونات البروتينات وبناء البروتين يحدث بمعدل أعلى فى الأوراق الأصغر عمراً الأكثر نشاطاً وذلك بالمقارنة بالأوراق الأكبر عمراً ، فإننا يمكن أن نرجع أن التحرك إلى الأوراق الأحدث عمراً ومسك الكبريت بالمركبات الأيضية عند هذه المواقع يكون محتملاً جداً . وقد اقترح أن الكبريت يعمل دورة كاملة قبل أن يمسك بالمركبات الأيضية (4) . وعلى ذلك فإن الكبريت متحرك فى النبات ولكنه يمنع من التحرك بسرعة بالتفاعلات الأيضية . عندما يمتص الكلسيوم المشع بواسطة جذور الفاصوليا فإنه يحمل عن طريق تيار النتح إلى مختلف أجزاء النبات . إلا أن الكلسيوم غير متحرك فى اللحاء ، وبمجرد دفعه بواسطة تيار النتح فإنه يظل ساكن (5) .

وتحرك الحديد قد درس بواسطة ريدسكى وبيدلف Rediske and Biddulph (1, 49) فى نباتات الفاصوليا الحمراء حيث أنه يظهر أنه يعتمد أولا على تركيز الحديد فى أنسجة النبات وثانيا على ميسورية الفسفورودرجة pH البيئة المغذية . عندما يكون تركيز الحديد منخفض فى أنسجة النبات فإن تحرك الحديد المحقون فى اللحاء يكون مرتفعاً ، ويقل هذا التحرك بزيادة تركيز الحديد فى الأنسجة . درجة pH ٤ فى المحلول المغذى تعطى تحرك عالى للحديد . ويقل هذا التحرك عندما يزداد الـ pH إلى ٧ . وقلة المحتوى الفسفورى فى المحلول المغذى تحفز تحرك الحديد . والتركيزات العالية من الفسفور فى أنسجة النبات تعيد الحديد غير المتحرك فى عروق الورقة .

فى مناقشتنا عن دورانية العناصر المعدنية فى النبات ، فقد لمسنا أربع اتجاهات للحركة إلى أعلى وإلى أسفل جانبياً وخارجياً . وحركة الأملاح إلى أعلى تحدث أساساً فى نسيج الخشب ، إلا أن بعض التحرك إلى أعلى يمكن أن يحدث أيضا فى اللحاء . والتحرك إلى أسفل للعناصر المعدنية يأخذ طريقه فى نسيج اللحاء حيث يحدث أيضاً التحرك إلى أعلى . تحرك الأملاح فى نسيج اللحاء يمكن أن يقال عنه أنه ثنائى الاتجاه . والتحرك الجانبى يحدث بين الخشب واللحاء ويظهر أن هذا التحرك يحدث بمساعدة الكمبيوم .

وتحرك الأملاح من داخل الأوراق شائع الحدوث خاصة قبل التساقط مباشرة وتحدث فى نسيج اللحاء .

وبملاحظة ما سبق ومع اعتبارنا للدلائل المؤيدة لاتجاهات النقل فى النبات فيمكن أن نؤكد على أن دورات العناصر المعدنية هى ظاهرة عامة فى النبات وهى ظاهرة حقيقية ومؤيدة بالمستندات التجريبية .

أسئلة

٦ – ١ أذكر الصور العديدة للإنتشار السلبي الذى يأخذ طريقه فى النبات . هل الإنتشار السلبي يؤثر تأثيراً هاماً فى تراكم الأيونات فى النباتات ؟ إشرح إجابتك .

٦ – ٢ عرف المصطلحات التالية : الامتصاص النشط ، الفراغات الخارجية ، الفراغات الحرة الظاهرية – معقد الحامل والأيون .

٦ – ٣ إشرح بالتفصيل النموذج « الموديل » العام لفكرة الحامل . وما أهمية تنشيط الحامل ؟

٦ – ٤ إشرح الملاحظات التجريبية التى تؤكد فكرة الحامل والأيون .

٦ – ٥ إشرح نموذجين « مودلين » تاريخيين لمحاولة شرح الامتصاص النشط للأيون .

٦ – ٦ إشرح وبين أهمية معادلة نرنست .

٦ – ٧ أذكر خمس عوامل هامة رئيسية تؤثر على امتصاص الملح . إشرح التأثير الرئيسى المحتمل لكل عامل على امتصاص الملح .

٦ – ٨ أين يوجد شريط كاسبرى فى الجذر ؟ وكيف يعمل فى امتصاص الأيونات والماء ؟

٦ – ٩ إشرح الطريقة التى تمكن بها العلماء من تتبع خط سير العناصر (البوتاسيوم على سبيل المثال) خلال النبات .

٦ – ١٠ هل تنتقل العناصر خلال اللحاء بالإضافة إلى الخشب ؟ ما الذى يعنى بدوران الملح المعدنى فى النبات ؟

٦ – ١١ اقترح السبب الرئيسى عن سبب أن عنصراً ما يمكن أن يكون عالى التحرك فى النبات والآخر لا يكون . وهل التحرك لأيون ما يعتمد على النبات أم على الأيون نفسه ؟

قراءات مقترحة

Baldwin, J.P. 1975. A quantitative analysis of the factors affecting plant nutrient uptake for some soils. *J. Soil Sci.* 26:195–206.

Carson, E.W., ed. 1974. *The Plant Root and Its Environment*. Charlottesville: University Press of Virginia.

Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239–298.

Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25–46.

Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163–207.

Lüttage, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.

Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.

Russell, R.S. 1977. *Root Function and the Soil*. New York: McGraw-Hill.

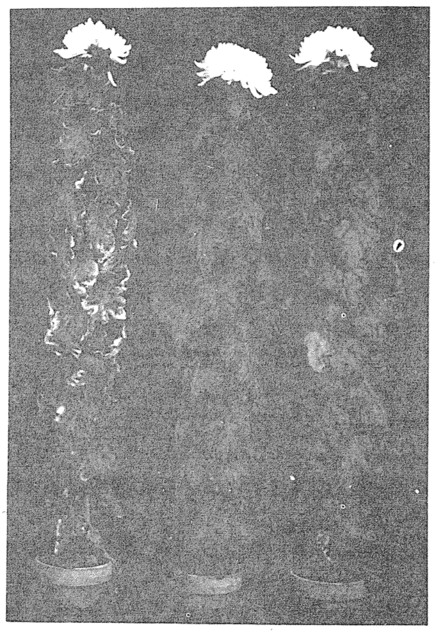
Torrey, J.G., and D.T. Clarkson, eds. 1975. *Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.

Zimmerman, U., and J. Dainty. 1974. *Membrane Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.

الفصل السابع

وظائف العناصر المعدنية الأساسية وأعراض نقصها

Functions of Essential Mineral Elements and Symptoms of Mineral Deficiency



نبات الأراولة « الكريزنتيم » (chrysanthemum) النامى فى بيئة صناعية . على اليسار نبات أعطى محلول كامل التغذية عدا البوتاسيوم . وعلى اليمين نبات أعطى محلول كامل التغذية بما فى ذلك البوتاسيوم .

مهداه من: E.J.Holcomb, The Pennsylvania State University.



تناولنا بالشرح فى الفصلين السابقين وجود وسهولة وإمتصاص وانتقال العناصر المعدنية الأساسية ، وقد تجنبنا ذكر الدور الذى تلعبه فى نمو وتكشف النبات ولم يتطرق الحديث أيضاً عن أعراض نقص تلك العناصر . ولما كانت أعراض النقص ما هى إلا نتيجة تثبيط وظيفة أساسية ناشئة عن نقص عنصر أساسى لازم لهذه الوظيفة ، لذلك فسوف نتناول بالشرح هاتين النقطتين للمغذيات المعدنية فى هذا الفصل .

النتروجين Nitrogen

وظيفة النتروجين Function of Nitrogen

يدخل النتروجين فى تركيب جزىء البروتين . بالإضافة إلى ذلك فإن النتروجين يدخل فى تركيب تلك الجزيئات الهامة مثل البيورينات Purines والبيريميدينات Pyrimidins والبورفيرينات Porphyrins والمرافقات الإنزيمية Coenzymes . توجد البيورينات والبيريميدينات فى الأحماض النووية RNA و DNA الأساسية لتمثيل البروتين ، وتوجد البورفيرينات فى تلك المركبات الأيضية الهامة مثل صبغة الكلوروفيل والسيتوكرومات الأساسية لعمليتى التمثيل الضوئى والتنفس . أما المرافقات الإنزيمية فهى أساسية لوظائف العديد من الإنزيمات أما المركبات الأخرى المحتوية على النتروجين فى النبات « مثل بعض الفيتامينات » ، مثل تلك المركبات سوف نتناولها بالشرح فى العمليات الأيضية ونمو النبات ، وسوف نعطيها أهمية خاصة فى الفصل التالى .

أعراض نقص النتروجين Nitrogen Deficiency Symptoms

يعتبر إصفرار الأوراق « الشحوب الأخضر » من أكثر أعراض نقص النتروجين سهولة فى الملاحظة ، ويرجع ذلك إلى الفقد فى الكلوروفيل ، وتظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق التامة النمو ، ثم يمتد ذلك إلى الأوراق العلوية الأحدث عمراً الأنشط نمواً . ويرجع ذلك إلى قدرة النتروجين الفائقة للتحرك داخل النبات ، فالأوراق الأحدث عمراً تحتفظ بما تحتويه من نتروجين بالإضافة على ما تحصل عليه من هذا العنصر من الأوراق الأكبر عمراً . تحت ظروف نقص النتروجين الشديد فإن الأوراق السفلية سوف تجف وتصفر وفى حالات متعددة سوف تتساقط وذلك لنباتات مثل الدخان والفاصوليا . وتحت تلك الظروف ، فإن الأوراق العلوية تصبح شاحبة الخضرة بوجه عام .

ومن العلامات المميزة لنقص النتروجين فى بعض النباتات إنتاج صبغات خلاف الكلوروفيل . على سبيل المثال فى نبات الطماطم يمكن ملاحظة لوناً إرجوانياً لأعناق الأوراق وعروقها والذى يرجع إلى تكوين الأنثوثيانين anthocyanin ، كما يمكن ملاحظة تلك الظاهرة على سيقان العديد من النباتات .

لو أمدت النباتات بتركيز عالى من النتروجين فيكون لديها ميل إلى زيادة عدد خلايا الأوراق وحجمها مصحوباً بزيادة فى إنتاج الأوراق (57-51) ، ويمكننا الإستنتاج من الملاحظات السابقة ومن الحقيقة فى أن النتروجين مكون أساسى للبروتين ، فإن مستوى النتروجين المنخفض لابد أن يسبب نقص فى تمثيل البروتين وبالتالى يسبب نقص فى حجم الخلية وضعف وقلة إنقسامها ، فقد لاحظ لوتمان (46) Lutman نقص حجم خلية بشرة ورقة الدخن Millet والحنطة السوداء Buckwheat .

الفسفـــور Phosphorus

وظيفة الفوسفور Function of Phosphorus

يوجد الفسفور فى النبات كمكون للأحماض النووية ، والفسفولبيدات ، والمرافقات الإنزيمية NADP,NAD وكمكون غاية فى الأهمية للـ ATP وامركبات أخرى عالية الطاقة . وبالطبع يوجد الفسفور فى مركبات أخرى عديدة داخل النبات ولكن تلك التى ذكرت أكثرها أهمية . يوجد الفسفور بتركيز عالى فى المناطق المرستيمية للنباتات ذات النشاط النمو العالى حيث يدخل فى تخليق البروتينات النووية . فعلى سبيل المثال لايدخل فقط كمكون لجزيئات البروتينات النووية ولكنه أيضاً يشترك خلال الـ ATP فى تنشيط الأحماض الأمينية لتمثيل الجزء البروتينى لمثل هذه المركبات . تكون الفسفولبيدات بجانب البروتين الأغشية الخلوية . تعتبر المرافقات الإنزيمية NADP,NAD هامة فى تفاعلات« الأكسدة- الإختزالية »وعبرها ينتقل الهيدروجين . وهذه العمليات النباتية الهامة مثل التمثيل الضوئى والتنفسى وتمثيل النتروجين وتمثيل الكربوهيدرات وتمثيل الأحماض الدهنية قليل من كثير التى تعتمد على تفاعل تلك المرافقات الإنزيمية . وقد تناولنا فى مكان آخر من هذا الكتاب الدور الذى يلعبه الـ ATP كمركب ناقل للطاقة . أفبعد ذلك نتساءل عن أساسية الفسفور للنبات؟! .

أعراض نقص الفسفور Phosphorus Deiciency Symptoms

العديد من أعراض نقص الفسفور تتداخل مع أعراض نقص النتروجين ، لذلك فإن أعراض نقص الفسفور ليست ثابتة كما هو الحال للنتروجين . فإن نقص الفسفور ربما يسبب تساقط الأوراق غير الناضجة وتكوين صبغة الأ نثوثيانين الأرجوانية أو الحمراء . ولا تتشابه النباتات المحرومة من النتروجين مع تلك المحرومة من الفسفور حيث قد ينتج عن نقص الفسفور مساحات نَخْرِيَّة necrotic areas ميتة على الأوراق والأعناق أو الثمار كما أن لتلك النباتات مظهر متقزم وربما تتميز الأوراق بلونها الداكن إلى الأزرق المخضر ، ولسبب القابلية العالية لتحرك الفسفور فى النبات وبسبب ميل الأوراق الحديثة إلى حرمان الأوراق الأكبر عمراً من العناصر المتحركة تحت ظروف الحرمان لذلك فأول ما يظهر من أعراض نقص الفسفور يظهر على الأوراق السفلية الأكبر عمراً . فى بعض الأحوال ربما تتشابه أعراض نقص الزنك والفسفور ، فعلى سبيل المثال ربما يسبب نقص هذين العنصرين تشوه شكل الأوراق لبعض النباتات .

قام كل من ليون وجاركيا Lyon and Garcia (47-48) بدراسات تشريحية على ساق الطماطم التى تعانى من نقص الفسفور ، فقد وجدا كمية كبيرة من النخاع وكمية قليلة من الأنسجة الوعائية وخلايا النخاع الوسطية متحللة والمتبقى منها كبيرة عصيرية ذات جدر رقيقة . ويتخللها مسافات بين خلوية كبيرة وخلايا الخشب واللحاء ذات جدر رقيقة وتكشف تلك الأنسجة الوعائية فى أقل مستوى . وقد دلت سلسلة أبحاث إيتون Eaton (13, 14, 16) أن نقص الفسفور فى عباد الشمس والخردل الأسود وفول الصويا يسبب تراكم الكربوهيدرات .

الكلسيوم Calcium

وظيفة الكلسيوم Function of Calcium

من المركبات المعروفة التى يدخل فى تركيبها الكلسيوم هى بكتات الكلسيوم Calcium Pectate ، حيث تتكون الصفيحة الوسطية من بكتات الكلسيوم والمغنسيوم ، وإزالة الكلسيوم جزئياً من الصفيحة الوسطية بواسطة الإيثيلين داى أمين تتراحمض الخليك ethylenediaminetetraacetic acid (EDTA) (مركب مخلبى) يسبب ذلك نمو غمد ريشة الشوفان (4) . وقد رجح العلماء ذلك التشجيع بأنه يرجع إلى زيادة المرونة نتيجة لإزالة إرتباط البكتات بالكلسيوم . وربما ترجع ذلك أيضاً إلى زيادة نفاذية الخلايا

التى ترجع إلى إزالة الكلسيوم .

يعتقد أن الكلسيوم هام لتكوين الأغشية الخلوية والتركيب الدهنى ، فعلى سبيل المثال ملح الليسيثين Lecithin الكلسيومى « مركب دهنى » ربما يدخل فى تكوين أو تنظيم الأغشية الخلوية (31) ، كما أن كميات صغيرة من الكلسيوم أساسية للإنقسام الميتوزى العادى ، وفى هذا الخصوص فقد اقترح هيويت Hewitt (31) أن الكلسيوم ربما يشترك فى تنظيم الكروماتين chromatin فى تنظيم المغزل Spinde فى الإنقسام الميتوزى . وقد ينشأ الإنقسام الميتوزى الشاذ نتيجة لتأثير نقص الكلسيوم على التركيب الكروموزومى وثباته . هذا الترجيح يرجع إلى الإرتباط بين نقص الكلسيوم والشذوذ الكروموزومى (18,34,68,69) وأيضاً بالإقتراح أن جزيئات البروتينات النووية تتجمع مع بعضها بواسطة الكتيونات الثنائية (49) . قد درس الدور المحتمل للكلسيوم فى تنشيط إنزيم الفسفوليباز فى أوراق الكرنب (8) . ربما يعتبر الكلسيوم منشط الإنزيم الأرجنين كينيز Arginine Kinase ، والأدينوزين تراى فسفاتيز Adenozine triphosphatase ، والأدينيل كينيز Adenyl Kinase ، وأبيريز البطاطس Potato apyrase (50) .

وقد وجد فلوريل Florell (20,21) أن عدد الميتوكوندريا فى جذور القمح تتناقص تحت ظروف نقص الكلسيوم . بل نقص الكلسيوم فى نبات القطن يزيد من مستوى الكربوهيدرات فى الأوراق ويقل هذا المستوى فى السيقان والجذور (38) ويرجع ذلك إلى نقص إنتقال الكربوهيدرات نتيجة لنقص الكلسيوم وهذا التأثير مشابه لتلك الناشىء عن نقص البورون فى النبات .

أعراض نقص الكلسيوم Calcium Deficiency Symptoms

من السهل تمييز نقص الكلسيوم ، فالمناطق المرستيمية فى الساق والورقة وقمة الجذر تتأثر بشدة ثم ما تلبث أن تموت خاصة النموات الطرفية لهذه الأعضاء ، وربما يصير الجذر قصير وغليظ وبنى اللون كما هو الحال فى نقص الكلسيوم فى نبات الطماطم (39) ، ويحدث الإصفرار على طول حافة الأوراق الأحدث عمراً ، وهذه المساحات عادة ما تتحول إلى مناطق نخرية ، ومن العلامات المميزة أيضاً تشوه الأوراق الأحدث عمراً مع وجود قمة خطافية لها . وأدل مظاهر نقص الكلسيوم تظهر على الأوراق الأحدث عمراً ومناطق النمو الطرفية وربما يرجع ذلك لعدم تحرك الكلسيوم فى النبات .

ربما تتصلب الجدر الخلوية وتتقصف فى النباتات التى تعانى من نقص الكلسيوم

(9,39) وقد أوضحت الدراسة التى قام بها دافيز (9) Davis عن نقص الكلسيوم فى الصنوبر (Pinus taeda) فقد استطالت الخلايا وتكونت الفجوات وتكشفت الخلايا فى نهاية قمة المجموع الخضرى وذلك بالمقارنة بالنباتات العادية ، وهى نفس الملاحظات الأحدث التى أجريت على قمَم جذور الطماطم بواسطة كالرا (39) Kalra . وقد لاحظ لوتمان (46) Lutman تكون الفجوات الخلوية فى نهاية قمم جذور نباتات اللفت والحنطة السوداء المحرومة من الكلسيوم .

المغنسيوم Magnesium

وظيفة المغنسيوم Function of Magnesium

للمغنسيوم دوران هامان فى العمليات الأيضية للنبات أولهما التمثيل الضوئى وأيض الكربوهيدرات ، فالمغنسيوم من مكونات جزىء الكلوروفيل ، وبدونه لا تحدث عملية التمثيل الضوئى ، كما يدخل المغنسيوم فى تنشيط العديد من الإنزيمات المصاحبة لأيض الكربوهيدرات ، وفى العادة فإن الـ ATP يدخل فى تلك التفاعلات (أنظر جدول ٧ – ١) . كما يعتبر المغنسيوم منشطا لتلك الإنزيمات التى تصاحب تمثيل الحمضين النووين (RNA,DNA) من النيوكليوتيد بولى فسفات Nucleotide Polyphosphates . وكل التفاعلات التى ذكرت من قبل فى أيض الكربوهيدرات يصاحبها انتقال الفسفات وربما

جدول ٧ – ١ : بعض الإنزيمات التى تشترك فى أيض الكربوهيدرات التى تحتاج إلى Mg^{2+} كمنشط .

الإنز	التفاعل
inase	glucose + ATP ⟶ glucose-6-P
kinase	fructose + ATP ⟶ fructose-1-P
okinase	galactose + ATP ⟶ galactose-1-P
inase	hexose + ATP ⟶ hexose-6-P
inase	glyceraldehyde + ATP ⟶ phosphoglyceraldehyde
olactonase	6-phosphogluconolacton ⟶ 6-phosphogluconate
phogluconic dehydrogenase	6-phosphogluconate ⟶ ribulose-5-P
hopentokinase	ribulose-5-P + ATP ⟶ ribulose-1,5-diP
:	2-phosphoglycerate + ATP ⟶ phosphoenolpyruvate
: kinase	phosphoenolpyruvate + ADP ⟶ pyruvate
/lase	pyruvate ⟶ acetaldehyde
oglyceric kinase	1,3-diphosphoglycerate + ADP ⟶ 3-phosphoglycerate

يعمل المغنسيوم كحامل وسيط لمثل تلك المجموعة الناقلة (55) . وقد اقترح كالفن Calvin (7) أن الـ ATP أو الـ ADP يرتبط بسطح الإنزيم لتكوين معقد مخلبى يضم الإنزيم والمغنسيوم ومجموعة البيروفسفات . وفى حالات متعددة يحل المنجنيز جزئياً محل المغنسيوم كمنشط للنظم الإنزيمية السابقة . بالإضافة إلى ذلك فإن المغنسيوم لازم للنشاط الكامل للإنزيمين الأساسيين فى تثبيت CO_2، وهما الفسفو إينول بيروفات كربوكسيليز Phosphoenol pyruvate carboxylase ، والريبولوز ١ – ٥ ثنائى الفسفات كربوكسيليز Ribulose -1-5-biphosphate carboxylase .

وظيفة أخرى للمغنسيوم إقترحها كل من تسو ، وبونيه وفينوجراد Tso, Ponner and Vinograd (70) ، حيث عزلوا جسيمات ريبوزومية محتوية على RNA وبروتين والمغنسيوم من بادرات البسلة المتجانسة . ثم عاملوا تلك الجسيمات بالمركب المخلبى EDTA الذى يسبب تفكك تلك الجسيمات إلى وحدات فرعية لذلك فقد إقترح هؤلاء الباحثين أن المغنسيوم يربط تلك الوحدات الفرعية مع بعضها أما المركب المخلبى فإنه يسبب تفكك تلك الجسيمات بتأثيره فى إزاحة أيون المغنسيوم من الجسيمات الريبوزومية ، لذلك فإن المغنسيوم ربما له دوران فى تمثيل البروتينات أولاً : كمنشط للنظم الإنزيمية التى تدخل فى تمثيل الأحماض النووية ، ثانياً : كعامل ربط هام لدقائق الريبوزومات والتى تأخذ طريقها لتمثيل البروتين .

أعراض نقص المغنسيوم Magnesium Deficiency Symptoms

حيث أن المغنسيوم أحد مكونات جزىء الكلوروفيل لذلك فإن الأعراض العامة لنقص المغنسيوم فى النباتات الخضراء هو إنتشار الشحوب بين التعريقى للأوراق . ويظهر الإصفرار على الأوراق السفلى وينتشر ذلك من أوراق القاعدة إلى أوراق القمة الأصغر عمراً ، وتدل هذه الظاهرة أن المغنسيوم عنصر متحرك داخل النبات ويشبه فى ذلك كلاً من النتروجين والفسفور ، كما يتبع الإصفرار هذا ظهور صبغة الأنثوثيانين فى الأوراق ، وربما يلى ذلك ظهور بقع نخرية فى حالة النقص الشديد .

وقد قام كل من ليون وجارسيا Lyon and Garcia (47,48) بإجراء دراسات تشريحية على نباتات الطماطم أمدت بكمية وفيرة من البوتاسيوم وأخرى حرمت منه ، وقد نتج من هذه الدراسة أن الإمداد الوفير من المغنسيوم يسبب تثبيط تكشف اللحاء الداخلى وزيادة فى حجم الخلايا البرنشيمية Parenchymatous cells الملاصقة للأندودرم endoderms ، أما نقص إمداد المغنسيوم فيسبب زيادة واتساع تكشف الخلايا

الكلورانشيمية Chlorenchyma مع صغر الخلايا ومع زيادة فى عددها ومملوءه بكثافة بالبلاستيدات الخضراء ، كما لاحظ الباحثان أيضاً خلايا نخاع أصغر تحت ظروف النقص هذه .

البوتاسيوم Potassium

وظيفة البوتاسيوم Function of Potassium

يؤثر نقص البوتاسيوم على تلك العمليات مثل التنفس ، والتمثيل الضوئى وتكوين الكلوروفيل ومحتوى الأوراق من الماء . ومن أشهر وظائف البوتاسيوم دوره فى فتح وغلق الثغور « أنظر الفصل الخامس » . وأكبر تركيزات البوتاسيوم توجد فى المناطق المرستيمية للنبات (55) ، كما تدل تجارب ويبستر وفارنر Webster and Varner (73, 74, 75) أن البوتاسيوم منشط أساسى للإنزيمات المصاحبة فى تمثيل روابط ببتيدية معينة . ويلاحظ أثناء المراحل المبكرة لنقص البوتاسيوم تراكم الكربوهيدرات فى العادة وقد يرجع ذلك إلى ضعف تمثيل البروتين (16) ، لذلك فإن الهيكل الكربونى الذى يدخل عادة فى تمثيل البروتين يتراكم ككربوهيدرات ، وبالإضافة إلى دوره كمنشط لتمثيل البروتين فإن البوتاسيوم أيضاً يمكن أن يعمل كمنشط للعديد من الإنزيمات التى تصاحب تمثيل الكربوهيدرات . أما السيادة القمية فى العديد من النباتات فتختفى أو تكون ضعيفة تحت ظروف نقص البوتاسيوم (31) ، وقد يرجع ذلك إلى الأضرار التى تقع على البرعم الطرفى نتيجة لنقص البوتاسيوم .

أعراض نقص البوتاسيوم Potassium Deficiency Symptoms

من السهل التعرف على المظاهر الخارجية لنقص البوتاسيوم على أوراق النبات ، حيث يظهر الإصفرار المبرقش أولاً ثم يعقبه تكوين مساحات نخرية على قمة وحافة الورقة ، وبسبب تحرك البوتاسيوم فإن تلك الأعراض تظهر بصفة عامة أولاً على الأوراق التامة النمو ، ويلاحظ ميل قمة الورقة فى الإنحناء إلى أسفل مثل الفاصوليا الفرنساوى والبطاطس فإن المنطقة الحافية تلتف داخلياً ناحية السطح العلوى (31) . وبصفة عامة فإن النباتات التى تعانى من نقص البوتاسيوم تكون قزمية النمو وذات سلاميات قصيرة ملحوظة .

ويسبب نقص البوتاسيوم فى الطماطم تتحلل خلايا النخاع كما ينتج أيضاً عن هذا النقص زيادة فى تكشف الخلايا البرنشيمية اللحائية الثانوية إلى أنابيب غربالية وخلايا مرافقة (48-47) .

الكبريت Sulfur

وظيفة الكبريت Function of Sulfur

يختلف تركيز الكبريت إختلافاً بيناً فى النباتات ، فقد يصل إلى تركيز عالى جداً كما هو الحال فى نباتات جنس الخردل (التى تضم أفراد الكرنبيات من العائلة الخردلية) «الصليبية» كما أوضح جلبرت Gilbert(25) . ومن أكثر وظائف الكبريت وضوحاً هو إشتراكه فى تركيب البروتين فى صورة الأحماض الأمينية الحاملة للكبريت وهى السستين ، والسستئين والمثيونين Cystine, Cyteine and methionine . يمتص النبات الكبريت على صورة أيون الكبريتات (SO_4^{2-}) ثم يختزل عن طريق خطوة تنشيطية تشمل المركب ٣ - فسفوأدينوزين ٥ - فسفوسلفات 3-Phosphoadenosine 5-Phosphosulfate(PAPS) والـ ATP ، وهى التى شرحت لأول مرة بواسطة روبنس وليبمان Robbins and Lipmann(62,63) ، والتى تتمثل فى خطوتين هما : تنشيط الكبريتات بواسطة ATP وإنزيم السلفوريلاز Salfurylase لتكوين الأدينوزين ٥ - فسفوسلفات adenosine 5--Phosphosulfate (APS) ، ثم يعقبها تحول الـ APS إلى PAPS بواسطة كينيز متخصص (3,62,63) :

$$SO_4^{2-} + ATP \xrightarrow[Mg^{2+}?]{sulfurylase} APS + P—P$$

$$APS + ATP \xrightarrow[Mg^{2-}?]{kinase} PAPS + ADP$$

وأخيراً تختزل الكبريتات المنشطة وتدخل فى تكوين السيستين والسستئين والمثيونين وفى النهاية فى التركيب البروتينى .

(3′-phosphoadenosine-5′-phosphosulfate (PAPS)

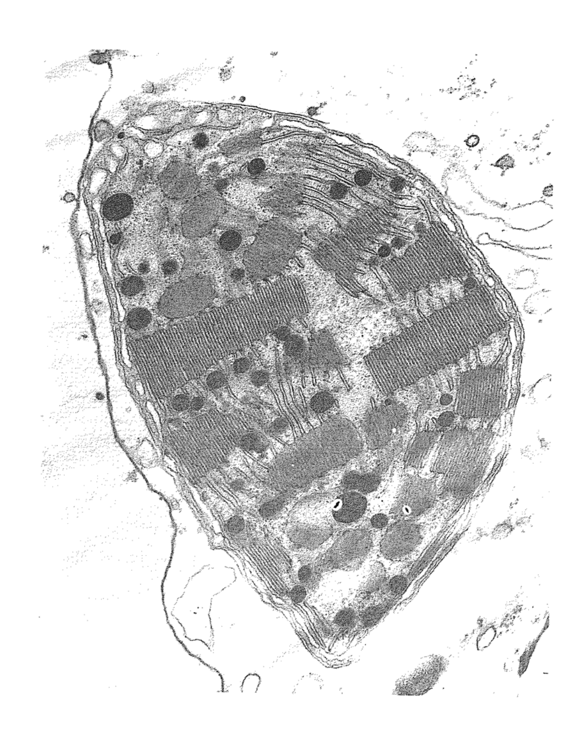
عندما نتحدث عن وظيفة الكبريت فى النبات ، فلا يجب أن ننسى الفيتامينات الحاملة للكبريت « البيوتين ، والثيامين ، والمرافق الإنزيمى أ » ، وعلى ذلك فإن الكبريت يشترك فى النشاط الأيضى لهذه الفيتامينات وربما يوجد أيضاً فى مجموعات السلفهيدريل والتى توجد فى العديد من الإنزيمات واللازمة لنشاط الإنزيم ويكون الكبريت روابط متصالبة Cross-Links فى جزىء البروتين وفى إرتباط الببتيدات والروابط الهيدروجينية والتى تسبب ثبات التركيب البروتينى . وهو من مكونات ٥ – أدينوزيل – مثيونين 5-adenosyl-methionine والهامة فى التمثيل الحيوى للجنين والاستيرول Ligning and Sterol ، والكبريت هام أيضاً فى ح – كب بروتين Fe-S-Proteins فى التمثيل الضوئى ، وأيض النتروجين وتمثيل الفيريدوكسين (Feredoxin) .

أعراض نقص الكبريت Sulfur Deficiency Symptoms

تتشابه أعراض نقص الكبريت إلى حد ما مع أعراض نقص النتروجين ، فإن تلك النباتات التى تعانى من نقص الكبريت يظهر عليها بصفة عامة ظاهرة الإصفرار الذى يعقبه تكون صبغة الأنثوثيانين فى بعض الأنواع (15) . والفرق بين أعراض نقص النيتروجين وبين الكبريت يظهر جلياً فى كون ظاهرة الإصفرار هذه تظهر أولاً على الأوراق الأحدث عمراً فى حالة نقص الكبريت ، وتحت ظروف نقص الكبريت الشديد قد تفقد جميع الأوراق لونها الأخضر (25) .

درست هال وزملاؤها (29) Hall and her colleages التركيب تحت البلاستيدى لخلايا الميزوفيل mesophyll فى خلايا نبات الذرة التى تعانى من نقص الكبريت فقد أظهرت تلك الدراسة أن نقص الكبريت يؤدى إلى نقص ملحوظ فى صفائح الأستروما Stroma Lamellae وزيادة فى تكدس الجرانات « أنظر شكل ٧ – ١ » . وقد وجدنا أيضاً زيادة فى تكدس الجرانات Grana Stacking فى النباتات التى تعانى من نقص النتروجين .

وفى سلسلة من الدراسات عن نقص الكبريت فى الطماطم ، وعباد الشمس والخردل « الموستاردة » الأسود وفول الصويا فقد وجد أيتون Eaton(10,11,12,15) تراكم كل من النشا والسكروز والنتروجين الذائب تحت ظروف نقص الكبريت بينما قلت السكريات المختزلة عن المعتاد . وقد أستنتج أن زيادة النتروجين الذائب نتجت عن تثبيط تمثيل البروتين وزيادة النشاط التحليلى للبروتين .



شكل ٧ - ١ : صورة إلكترونية للبلاستيدات الخضراء لنبات ذرة محروم من الكبريت - لاحظ التكدس الشديد فى الجرانات والإختزال الشديد فى صفائح الإستروما «التكبير × ٣١,٩٠٠»

عن J.D.Hall et al 1972. Plant Physiol. 50-404.

والصورة مهداة من : J.D.Hall, Robert Packer Hospital, Sayre, Pennsylvania

الحديد Iron

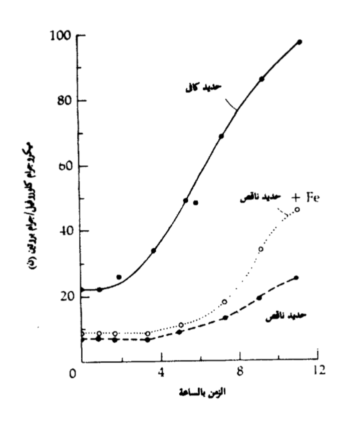
وظيفة الحديد Function of Iron

للحديد العديد من الوظائف الهامة فى العمليات الأيضية للنبات ، وبالرغم من أن الحديد يؤخذ على حالة حديديك (Fe^{3+}) إلا أن الحالة النشطة أيضاً فى النبات هى صورة الحديدوز (Fe^{2+}) فقد يدخل الحديد مباشرة إلى السيتوكرومات ، تلك المركبات الأساسية للإنسياب الإلكترونى فى الميتوكوندريا وأيضاً إلى الفيريدوكسين Ferredoxin ، وكما سنرى فيما بعد فإن الفيريدوكسين ضرورى لتفاعلات الضوء فى التمثيل الضوئى . وبالرغم من أن الحديد أساسى لتمثيل الكلوروفيل إلا أن دوره الكيميائى فى كل من تمثيل وتحلل الكلوروفيل مازال غامضاً (55) ، كما أن الحديد لازم لتمثيل بروتينات البلاستيدات الخضراء ، ومن المحتمل أن يصاحب الإنزيمات فى تمثيل الكلوروفيل (22) ، وسوف نشرح فى فصل آخر تمثيل الكلوروفيل ووجود البروتوبورفيرين — ٩ Protoporphyrin-9 كواحدة من المركبات الوسطية فى التمثيل الحيوى للكلوروفيل . هذا المركب الوسطى ربما يلعب دوراً فرعياً فى التمثيل الحيوى إما للسيتوكروم أو الكلوروفيل ، ويعتمد الطريق التمثيلى على أى معدن (المغنسيوم أو الحديد) يدخل فى تركيب البورفيرين (27) . فقد وجد كل من بريس وكاريل Price and Carell (60) أن إضافة الحديد إلى خلايا الأيوجلينا (Euglena) المحرومة من الحديد يزيد معدل تمثيل الكلوروفيل بوضوح « أنظر شكل ٧ — ٢ » .

كما وجد أن الحديد من مكونات مختلف الفلافوبروتين « الفلافوبروتين المعدنى » النشط فى الأكسدة الحيوية ، كما يوجد الحديد أيضاً فى حديدو — بورفيرين — بروتين ، والتى تتضمن السيتوكرومات ، البيروأكسيديزات ، والكتاليزات ، وسوف نشرح وظائف تلك الإنزيمات فى جزء آخر من هذا الكتاب .

أعراض نقص الحديد Iron deficiency Symptoms

من الأعراض السهلة الملاحظة لنقص الحديد فى النبات هو الشحوب الأخضر الشديد للأوراق ، والأوراق الأحدث عمراً تتأثر أكثر بهذا النقص ، وقد لا يُشاهد أى إصفرار بالمرة على الأوراق الأكثر نضجاً ، ويرجع ذلك إلى عدم التحرك النسبى للحديد فى النبات ، لذلك لا تستطيع الأوراق الأحدث عمراً أن تجذب الحديد من الأوراق الأكبر عمرا ومن المظاهر المميزه لنقص الحديد هى وجود الإصفرار بين تعريق وتُشاهد



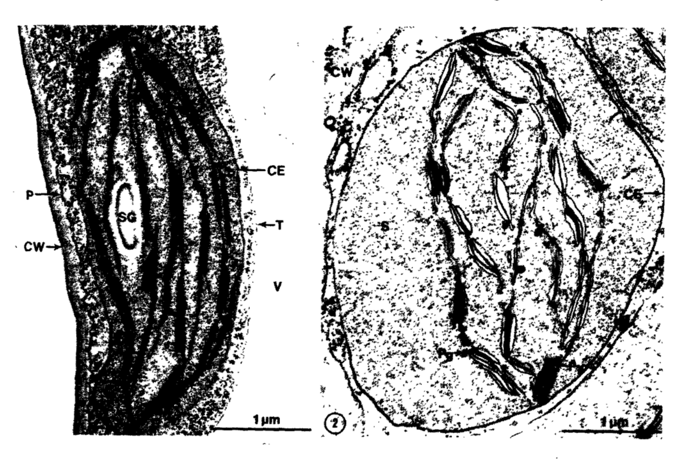
شكل ٧ – ٢ : عامل الزمن فى تمثيل الكلوروفيل . فقد نمت الخلايا تحت شدة إضاءة منخفضة (٥٠ شمعة) مع تركيز من الحديد ، ٣ × ١٠$^{-٥}$ مول ، وحديد منخفض (١,٨ × ١٠$^{-٧}$ مول). ثم (بعد الحصاد) يعاد وضع الخلايا المحرومة بعد الحصاد فى منظم فسفاتى ١٠$^{-٣}$ مول ودرجة أسى أيدروجينى سالب ٦,٠ مع إضافة حديد أو عدم إضافة حديد « بتركيز ٣ × ١٠$^{-٥}$ مول ، ثم تحضن تحت شدة إضاءة عالية ، ثم أخذت العينات على فترات مختلفة لتحليل الكلوروفيل »

عن C.A. Price and E.F. Carell 1964. Plant Physeol 39: 862.

على سطح الورقة عادة دقائق شبكية من عروق خضراء منغمسة فى مساحات صفراء ، والإصفرار الكلى للأوراق الأحدث عمراً يكون قليل الكثافة ، إلا أن العروق الثانوية والثلاثية ربما تصبح صفراء تحت ظروف النقص الشديد .

قد أجرى العديد من الباحثين محاولات لإيجاد العلاقة بين نقص الحديد والمحتوى الكلورفيلى ، إلا أنهم قد حصلوا على نجاح محدود لمثل هذا اللون من الأبحاث ، فعلى سبيل المثال فقد وجد بعض الباحثين علاقة جيدة بين الحديد والمحتوى الكلوروفيلى (36, 67, 72) ، إلا أن البعض الآخر قد وجد أن محتوى الأوراق الشاحبة من الحديد قد يساوى أو يفوق الأوراق المناظرة العادية (35, 44, 76) .

الشمس وجدا أن الإرتباط الجيد ربما يدرك لو أن الحديد يمر بمعدل منتظم . إلا أنهما عندما وضعا النبات لفترة وجيزة لنقص الحديد ، ثم أمد النبات بكمية كافية من الحديد فلم يجدا أى علاقة موجودة بين الكلوروفيل والحديد ، وربما يرجع ذلك إلى استحالة إمتصاص الحديد . كما وجدا أن الاصفرار غير كامل الانعاكس فى أوراق عباد الشمس . لذلك لو أن النباتات الشاحبة أعيدت إلى الإمداد العادى بالحديد فإن الأوراق الشاحبة لهذا النبات تكون لها قابلية التراكم بكمية أكبر للحديد عن تلك الموجودة تحت الظروف العادية . وقد اقترح هذان الباحثان أن نقص الحديد ربما يثبط تكوين البلاستيدات الخضراء من خلال تثبيط تمثيل البروتين وهى الحقيقة التى تشرح عدم الشفاء الكامل من الشحوب . ويبين شكل ٧ - ٣ تأثير نقص الحديد على أوراق السبانخ ، ومن الواضح أن البلاستيدات تتأثر تحت ظروف نقص الحديد بالمقارنة بنباتات المقارنة العادية .



شكل ٧ - ٣ : (١) بلاستيدة خضراء لخلية نسيج الميزوفيل لنبات سبانخ عادى أما (٢) فهى من نبات يعانى من نقص الحديد . المختصرات هى : جدار خلوى (CW) ، غلاف البلاستيدة الخضراء (CE) ، السيتوبلازم (CY) ، الجرانا (G) ، مسافة بين خلوية (IS) غشاء بلازمى (P) ، الجلوبيولين البلاستيدى (Pg) ، فيتوفرتين (Py) ، حبيبة نشا (SG) الأستروما (S) الغشاء البلازمى الداخلى (T) فجوة عصارية (V)،مكبر × ٢٠٩٠٠ .

مهداة من : R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

المنجنيز Manganese

وظيفة المنجنيز Function of Manganese

يعتبر المنجنيز عنصر أساسى فى التنفس وأيض النتروجين ، وفى كلتا العمليتين فإنه يعمل كمنشط للإنزيمات . إلا أنه فى بعض الحالات وخاصة فى تفاعلات التنفس فيمكن أن يحل محله كتيونات أخرى ثنائية مثل Mg^{2+}, Co^{2+}, Zn^{2+} and Fe^{2+} ويعتبر المغنسيوم من أكثر البدائل التى تحل محل المنجنيز إلا أن المنجنيز أساسى لبعض التفاعلات الأيضية فى النبات ، فعلى سبيل المثال ماليك ديهدروجينيز malic dehydrogenase « من إنزيمات دورة كربس » يحتاج إلى المنجنيز كمنشط وإنزيم آخر من إنزيمات دورة كربس هوأكسالوسكسنك دى كربوكسيليز Oxalosuccinc decarbosylase يحتاج إلى وجود المنجنيز كمنشط ، إلا أنه فى هذه الحالة ربما يستبدل المنجنيز جزئياً بالكوبلت ، ومن الدراسات الواسعة المكثفة التى أجريت على دورة كربس فقد تبين أن المنجنيز هو المعدن الأيونى السائد فى تفاعلات هذه الدورة .

قد عرف العلماء منذ فترة أن المنجنيز يلعب دوراً هاماً فى إختزال النترات (6,41,22) ، وهذا الدور قد وضح إلى حد ما ، حيث أن المنجنيز يعمل كمنشط لإنزيمات نيتريت ريدكتيز والهيدروكسى لامين ريدكتيز nitrite reductase and hydroxylamine reductase (53,64) ، حيث أن أفضلية إختيار الأمونيا عن النترات كمصدر للنتروجين فى الخلايا المحرومة من المنجنيز (55) قد أكدت ماذكر من قبل عن دور المنجنيز ، كما يعتقد أيضاً أن المنجنيز يدخل فى هدم أو أكسدة أندول ٣ – حمض الخليك indole-3acetic acid (IAA) (الأكسين الطبيعى فى النباتات) (26,41) .

أما نقص معدل التمثيل الضوئى فى الطحالب فى المراحل الأولى من نقص المنجيز ، قد رجح الدور المباشر الذى يلعبه المنجنيز فى عملية التمثيل الضوئى (77) ويرجح إستر وزملاؤه Eyster and Colleagues (19) حساسية الكلوروفيل للهدم الضوئى الذى يزداد تحت ظروف نقص المنجنيز والذى يؤدى بالتالى إلى الإصفرار فى طحلب الكلوريلا (Chlorella pyrenoidose) . فقد وجدوا أن تصاعد الأوكسجين يثبط تحت ظروف النقص ، وقد ظهر من الأبحاث على جميع النباتات الراقية وطحلب أنكسترودزمس (Ankistrodesmus braunii) إن مكان نشاط المنجنيز يكون فى خطوة إنتاج الأوكسجين فى التمثيل الضوئى (42,43) ، والأكثر من ذلك فإن المنجنيز يدخل فى انتقال الإلكترون من الماء إلى الكلوروفيل فى تفاعلات الضوء للتمثيل الضوئى ، إلا أن نقص المنجنيز ربما

لا يقلل الاختزال الضوئى فى التمثيل الضوئى بمفرده .

أعراض نقص المنجنيز Manganese Deficiency Symptoms

يتميز نقص المنجنيز بظهور تبقع اصفرارى أو نخرى فى المساحات بين التعريقية للورقة ، وربما تظهر تلك الأعراض أولاً على الأوراق الأحدث عمراً لبعض الأنواع ، وربما أول ما تظهر (تلك الأعراض) على الأوراق الأكبر عمراً لأنواع أخرى ، وقد يظهر نخر بنى لفلقات بذور البسلة والفاصوليا (30, 58) ، ويظهر أيضا أن لنقص المنجنيز تأثير واضح على البلاستيدات الخضراء . فقد أوضح إيلتنج Eltinge (17) أن البلاستيدات الخضراء لأوراق الطماطم هى أول أجزاء النبات تأثراً بنقص المنجنيز ، وتفقد البلاستيدات الخضراء الكلوروفيل وحبيبات النشا وتصبح خضراء مصفرة اللون وبها فجوات عصيرية ومحببة (Vacuolated and granular) وفى النهاية فتتحلل .

النحاس Copper

وظيفة النحاس Function of Copper

لا يوجد أدنى شك فى ضرورة وجود النحاس فى العمليات الأيضية الطبيعية للنبات حيث يعمل النحاس كمكون للفينوليزات ، واللكاز وأكسيديز حمض الأسكربيك (Phenolases, laccase and ascorbic acid oxidase) ، ودور النحاس كجزء مكون لهذه الإنزيمات ربما تظهر أهمية وظيفة النحاس فى النبات (55) . فقد أظهرت الأبحاث التى أجريت بواسطة نيش Neish (56) وجرين وماكارثى وكينج (Green, Macarthy, and — King (28) . إن النحاس ربما يعمل فى التمثيل الضوئى ، فقد وجد نيش على سبيل المثال أن البلاستيدات الخضراء للبرسيم (Clover) تحتوى على معظم محتوى النبات من النحاس ، وكذلك وجد لوستالوت وآخرون (loustalot and Others 45) أن امتصاص CO_2 يقل فى أشجار التنج (tung) المحرومة من النحاس وتحتوى البلاستيدات الخضراء على بروتينات بها نحاس وتسمى (البلاستوسيانين) (Plastocyanin) ، والأساسية كحاملة للإلكترون فى التمثيل الضوئى وأيضاً إنزيمات البلاستيدات وخاصة الفينوليزات تحتوى على النحاس الأساسى لأداء وظيفتها .

أعراض نقص النحاس Copper Deficiency Symptoms

من أوضح أعراض نقص النحاس تلك التى توجد فى مرض الطفح الجلدى ومرض الإصلاح examthema and reclamation أما مرض الطفح الجلدى الذى يظهر على أشجار الفاكهة والذى يتميز بالتصمغ « إسالة الصمغ » (gummesis (gummy exudates ، فيكون مصحوباً بظهور موت وتبقع بنى على الأوراق والثمار . أما مرض الإصلاح فى النجيليات فهو يظهر على تلك النباتات خاصة فى الأراضى الدبالية حديثة الإصلاح ، وهذا المرض يتميز باصفرار قمم الأوراق وعجز تلك النباتات على إنتاج البذور ، ويسبب نقص النحاس نخر فى قمم الأوراق الحديثة والذى يمتد إلى حواف الأوراق والذى يعطيها مظهر الذبول ، وتحت الظروف الشديدة فقد تفقد الأوراق نهائياً وقد يأخذ النبات كله مظهر الذبول .

الزنك Zinc

وظيفة الزنك Function of Zinc

ربما يدخل الزنك فى التخليق الحيوى للأوكسين النباتى أندول – ٣ – حمض الخليك Indole-3-acetic acid (IAA) فقد لاحظ سكوج Skoog (66) نقص ملحوظ فى المحتوى الأوكسينى لنباتات الطماطم التى تعانى من نقص الزنك كما زاد هذا المحتوى الأوكسينى عندما أمدت تلك النباتات المحرومة بالزنك ، مثل هذه الاستجابة « الزيادة والنقص فى المحتوى الأوكسينى » تؤثر على مدى استجابة النبات للنمو فى غياب أو وجود الزنك ، نستنتج من ذلك أن أعراض نقص الزنك تكون مصحوبة بنقص تركيز الأوكسين جزئيا . وقد دلت الأبحاث الأخيرة على أن محتوى التربتوفان متوازى مع المحتوى الأوكسينى فى النبات فى كلتا الحالتين من نقص الزنك أو إمداد النباتات التى تعانى من نقص الزنك ، لذلك فقد استنتج العلماء أن الزنك يؤثر على المحتوى الأوكسينى من خلال اشتراكه فى تمثيل التربتوفان « منشأ الأوكسين » (71) . ولتأكيد هذا الاستنتاج فقد وجد ناسون Nason (52) أن نشاط إنزيم التربتوفان سينثيتيز (tryptophan synthetase) يكون منخفضا فى النيوروسبيرا (Neurospora) المحرومة من الزنك . وهذا الإنزيم يساعد على تفاعل السيرين مع الأندول لتكوين التربتوفان .

يعتبر دور الزنك فى الأيض النباتى كمُنشط للعديد من الإنزيمات . وأول الإنزيمات المكتشفة المحتوية على الزنك هو إنزيم كربونك أنهيدريز (Carbonic anhydrase) والذى

يوجد فى النباتات البحرية ولكنه شائع فى الحيوانات (40) ، وهذا الإنزيم يساعد تحلل حمض الكربونيك إلى ثانى أكسيد الكربون والماء . ومن الإنزيمات الأخرى التى تحتاج إلى وجود الزنك هو إنزيم الكحول ديهيدروجينيز وإنزيمات البيريدين نيوكليتيد ديهيدوجينيزس Alcohol dehydrogenase and pyridine nucleotide dehydrogenasese (32, 54) . وتراكم الفسفور الغير عضوى فى نباتات الطماطم المحرومة من الزنك يدل على أن الزنك ربما يلعب دوراً فى تنشيط بعض الإنزيمات الناقلة للفسفات مثل هكسوز كينيز أو التريوزفسفات ديهيدروجينيز hexose kinase or triosephosphate dehydrogenase . ومن السمات الأخرى لنقص الزنك تراكم المركبات النتروجينية الذائبة مثل الأحماض الأمينية والأميدات (59) ، ونستنتج من هذه الملاحظة أن الزنك لابد أن يلعب دوراً هاماً فى تمثيل البروتين .

أعراض نقص الزنك Zinc Deficiency Symptoms

أولى علامات نقص الزنك ظهور الشحوب بين التعريقى للأوراق الأكبر عمرا مبتدأ من القمة والحواف . ثم يعقب ذلك ظهور بقع نخرية بيضاء كما هو الحال فى القطن (5) . ومن مظاهر نقص الزنك الواضحة وجود أوراق صغيرة وسلاميات قزمية ينتج عنها قصر وتقزم نمو النبات . ومن العلامات السهلة التمييز لنقص الزنك هو ظهور الأوراق المتشوهة للنبات ، حيث تكون الأوراق أصغر فى الحجم مشوه الشكل والمظهر وربما تتجمع على أفرع قصيرة حيث يعرف مظهرها هذا بظاهرة « التورد » rosettes . وفى بعض الأحيان يعرف مرض نقص الزنك على الأوراق باسم مرض الأوراق الصغيرة little leaf) . وغياب الزنك ربما بسبب أيضا تأثير معاكس على انتاج البذور فى الفاصوليا والبسلة وإنماء الثمار فى الموالح .

البورون Boron

وظيفة البورون Function of Boron

بالرغم من أن مظاهر نقص البورون محدودة ومعروفة . إلا أن دوره فى الأيض النباتى غير محدد على وجه الدقة حتى الآن . وقد أوضح جاش ودوجر Gauch and Dugger (23, 24) أن البورون يلعب دوراً فى انتقال الكربوهيدرات داخل النبات ومما لفت الأنظار إلى حقيقة أن أيون البورات يكون معقد مع مركبات البوليهيدروكسى Polyhydroxy مثل السكريات . لذلك فقد اقترحا أن السكر ينتقل بسهولة « أكثر يسراً » عبر الأغشية الخلوية كمعقد بوراتى . واقترحا اقتراح آخر هو أن أيون البورات ربما يصاحب الغشاء

الخلوى حيث يكون معقد مع السكر يسمح بمروره عبر الأغشية الخلوية وقد لفت هذان العالمان الأنظار أيضا إلى حقيقة أن المظهر العام لنقص البورون فى النبات هو موت قمم السيقان والجذور وتساقط الأزهار ، وهى الأعضاء ذات النشاط الأيضى العالى ، لذلك فقد اقترحا أن أغراض نقص البورون هى نفسها أعراض نقص السكر ، لذلك فإن أجزاء النبات ذات النشاط الحيوى العالى تحتاج إلى كمية كبيرة من السكر لأنها هى أول ما يعانى من نقص البورون ، والدور الذى يلعبه البورون فى انتقال السكر قد تم تأكيده بالفعل بتجارب استخدم فيها السكروز ذو ^{14}C- المشع (65) . وقد أوضحت تلك التجارب أن امتصاص وانتقال السكر يُعاق فى النباتات التى تعانى من نقص البورون ، كما أيدت تجارب التمثيل الضوئى باستخدام $^{14}CO_2$ نظرية جاش ودوجر فى أن البورون يسهل انتقال السكريات (65) ، حيث أن انتقال نواتج التمثيل الضوئى المميزة ذرياً تكون أقل بشدة فى النباتات المحرومة من البورون .

وبالرغم من ظهور نظريات أخرى عن دور البورون فى الأيض النباتى ، إلا أن العلماء أجمعوا بصفة عامة أن دوره ينحصر فى انتقال السكر ودوره فى تمثيل DNA فى المرستيمات. كما أن البورون يشترك فى تكشف وإنماء الخلايا ، والأيض النتروجينى ، والأخصاب ، ونشاط امتصاص الأملاح ، وتمثيل الهرمونات ، والعلاقات المائية ، وتمثيل الدهون ، وتمثيل الفوسفور ، والتمثيل الضوئى ، إلا أنه لم يؤيد بعد مثل هذا النشاط للبورون فى تلك العمليات الأيضية ، لذلك فإنه يمكننا القول أن دور البورون فى هذه العمليات دوراً غير مباشر من خلال تأثيره على انتقال السكر .

أعراض نقص البورون Boron Deficiency Symptoms

أول الأعراض المرئية لنقص البورون والتى تظهر بعد بضع ساعات فقط من الحرمان من البورون هى موت قمة المجموع الخضرى وذلك لحاجتها إلى تمثيل DNA . كما تموت قمم الأفرع الجانبية ، وربما تظهر الأوراق بملمس سميك نحاسى ، وفى بعض الأحيان تلتوى وتصبح قابلة للتقصف ، كما لا تتكون الأزهار ويتوقف الجذر عن النمو ، كما تتأثر أعضاء التخزين والأعضاء اللحمية تأثراً شديداً لنقص البورون ، مثل تحلل الأنسجة الداخلية مثل عفن القلب heart rot فى بنجر السكر وتكون الفلين الداخلى فى التفاح internal cork والقلب المائى فى اللفت Water Core .

الموليبدنيوم Molybdenum

وظيفة الموليبدنيوم Function of Molybdenum

من المعروف منذ زمن بعيد أن الموليبدنيوم يلعب دوراً هاماً فى تثبيت غاز النتروجين وفى تمثيل النترات ، وسوف نتناول هذا الموضوع فى الفصل الثامن . الذى يشمل تمثيل النتروجين عامة .

قد لاحظ العديد من الباحثين أن نقص الموليبدنيوم يؤدى دائماً إلى النقص الحاد فى تركيز حمض الأسكوربيك فى النبات (1,32) . وقد لفتت الأبحاث الغير منشورة لهيويت وهكلسبى (31) Hewitt and Hucklesby إلى حقيقة أن البلاستيدات الخضراء يحدث بها تركيب غير منظم مع ظهور مظاهر الشكل الذيل سوطى whiptail وهو المرض الشائع لنقص الموليبدنيوم . كما تدل معظم الظواهر على الموليبدنيوم أنه يلعب دوراً فى تمثيل الفسفور ، إلا أننا حتى الآن لا نعرف ميكانيكية عمل الموليبدنيوم فى تمثيل الفسفور .

أعراض نقص الموليبدنيوم Molybdenum Deficiency Symptoms

ربما تبدأ الأعراض المرئية لنقص الموليبدنيوم باصفرار بين وعائى « تعريقى » مبرقش على الأوراق السفلى يعقبه نخر حافى والتفاف للأوراق ، وتحت الظروف الشديدة للنقص قد تتحول المساحات المبرقشة إلى نخر .وقد تسبب ذبول الأوراق ، كما قد لا تتكون الأزهار ولو تكونت تسقط قبل عقد الثمار .

وقد عزف مرض واضح لنقص الموليبدنيوم يعرف بالذيل السوطى whiptail فى القرنبيط ، ويشاهد فيه أولاً تبرقش بين تعريقى وقد تتلون حواف الورقة باللون الرمادى وتكون رخوة ثم تصبح بنية اللون وتذبل أنسجة الورقة ولا يتبقى من الورقة إلا العروق التى تحوى حولها كمية قليلة من نصل الورقة ، والتى تعطى مظهر الذيل أو السوط لذلك استنبط اسم المرض من هذا المظهر .

أسئلة

٧ - ١ ما هى وظائف كل من العناصر الكبرى فى النبات ؟

٧ - ٢ تؤدى إضافة كمية وفيرة من النتروجين إلى نبات البطاطس إلى إعطاء نمو خضرى غزير للسيقان والأوراق ولكن ينتج عن وفرة النتروجين هذه تكون كمية من الدرنات الصغيرة الحجم . ما هو السبب المحتمل لتأثير النتروجين هذا ؟

٧ - ٣ لاحظ العلماء من دراساتهم لنقص العناصر فى النبات ، أن النباتات التى تنمو فى محاليل الأملاح المثالية والتى ينقصها عنصر واحد . أن مظاهر نقص العنصر أعلى بكثير عن تلك التى تنمو فى ماء نقى . إشرح السبب المعقول لهذه الظاهرة ؟

٧ - ٤ عادة ما يتميز نقص المغنسيوم بالشحوب الأخضر . ونقص معدل عملية التمثيل الضوئى . ما هو السبب فى ظهور تلك الأعراض ؟

٧ - ٥ من أعراض نقص الزنك تشوه شكل الأوراق وتكدسها فى الشكل المتورد . ما هو السبب المحتمل لأعراض النقص هذه ؟

٧ - ٦ ما هو التغير الذى يحدث فى البلاستيدات الخضراء نتيجة لنقص الحديد ؟

٧ - ٧ تتشابه أعراض العديد من العناصر الغذائية الأساسية على العديد من النباتات ، إشرح كيف يمكن للعلماء تحديد نقص عنصر محدد وكيف يمكنهم معالجة هذا النقص فى المحاصيل الحقلية ؟

٧ - ٨ كيف يمكن تحديد الفرق بين أعراض نقص العناصر والإصابة بالآفات ؟

٧ - ٩ كيف يمكن للعلماء تحديد أن النبات يعانى من نقص عنصر ما وليس إلى التسمم الذى يعود إلى زيادة هذا العنصر ؟

٧ - ١٠ أذكر عدد من المحاصيل التى يمكن لها النمو دون الحاجة إلى إضافة النتروجين .

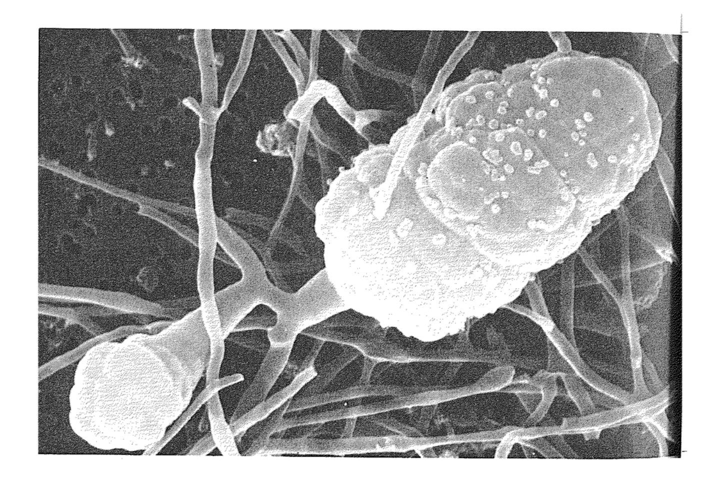
قراءات مقترحة

Chapin, F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:233–260.
Clarkson, D.T., and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:239–298.
Hewitt, E.J., and T.A. Smith. 1975. *Plant Mineral Nutrition.* London: English Universities Press.
Rains, D.W. 1976. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry.* New York: Academic Press.
Sprague, H.B., ed. 1964. *Hunger Signs in Crops,* 3rd ed. New York: McKay.
Wallace, T. 1961. *The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants,* 3rd ed. New York: Chemical Publishing.
Witham, F.H., D.F. Blaydes, and R.M. Devlin. 1971. *Experiments in Plant Physiology.* New York: Van Nostrand.

الفصل الثامن

أيض النتروجين

NITROGEN METABOLISM



صورة دقيقة إليكترونية مجسمة للأكتينومايسيت actinomycete عُزلت بواسطة السكروز المكثف التجزيئى من عقدة جذرية مثبتة للنتروجين ثم زُرعت فى المعمل .

وأعيد طبعها بعد موافقة D. Baker, J.G. Torrey, and G.H Kidd. Nature 281: 76- Copyright © 1976 Macmillan Journals Limited Photo courtesy of D. Baker and E. Seling.

سوف نفرد فصلاً كاملاً لشرح الأيض النتروجينى ، ولا يكفى فصل لهذا الغرض وذلك لأهمية وتعقيد هذا الموضوع ، فالنتروجين هو أكثر العناصر انتشاراً فى الكائنات الحية بعد الكربون والهيدروجين والأوكسجين ، وهو مكون لتلك المركبات الأساسية مثل البروتينات ، والأحماض النووية وبعض منظمات النمو النباتية الطبيعية وفى العديد من الفيتامينات والمركبات الأخرى ، كما يدخل فى معظم التفاعلات الفسيوكيموحيوية التى تعطى وتشمل الحياة .

بالرغم من الكمية الكبيرة من النتروجين التى توجد فى النبات وأهمية هذا العنصر فى تركيب وأيض النبات ، وحاجة النبات المستمرة للإمداد بالنتروجين النشط إلا أن طبيعته متقلبة . وحيث إن النتروجين يمثل ٨٠٪ من الغلاف الجوى الغازى للأرض ، لذلك فيمكن القول أن عالم النباتات مطمور فى محيط من النتروجين ، إلا أن هذا النتروجين فى هذه الصورة الجزيئية غير ميسور لمعظم النباتات . وفى الحقيقة فإن النتروجين يعتبر واحداً من أهم العناصر التكوينية للمركبات ، ويتطلب درجة حرارة وضغط مرتفعان لكى يتفاعل مع عناصر أو مركبات أخرى بالرغم من أن بعض صور النتروجين المركب أو المثبت ربما تدخل إلتربة بدون تدخل من الكائنات الحية « مثال ذلك أكسيد النتروجين الناتج من الشحنات الكهربية للبرق » إلا أن الكمية العظمى تثبت من خلال كائنات التربة الدقيقة . ما هى صور النتروجين الميسرة أو المتاحة للنبات ، وكيف يتحول نتروجين الغلاف الجوى أو النيتروجين الجزيئى إلى هذه الصور ؟ فعلى الصفحات التالية سوف نتناول بالشرح صور وامتصاص النتروجين الميسر للنبات ، واتحاد النيتروجين المختزل مع الأحماض الكيتونية لتكوين الأحماض الأمينية ، وتمثيل البروتين ، وفى النهاية تحلل البروتين والأحماض الأمينية .

التغذية النتروجينية Nitrogen Nutrition

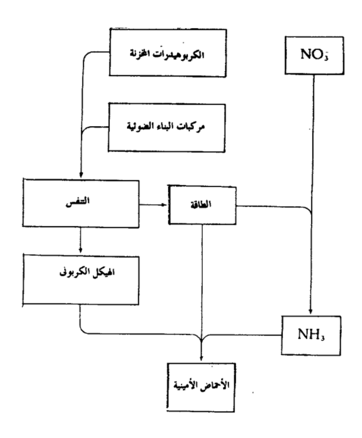
باستثناء تلك الكائنات الدقيقة التى تثبت النتروجين الجزيئى فإن النباتات تمتص النتروجين فى الصورة المثبتة من التربة . ويمكن تقسم صور النتروجين الميسورة للنبات إلى المجموعات الأربع التالية : النتروجين النتراتى nitrate nitrogen – النتروجين الأمونيومى ammonia nitrogen النتروجين الجزيئى molecular nitrogen . وبالرغم من أن معظم النباتات تنتفع من الصورة النتراتية ، إلا أن العديد من النباتات تستطيع تمثيل الصورة الأمونيومية وصور معينة من النتروجين العضوى . أما الاستفادة بالنتروجين الجزيئى ينحصر مع تلك المجموعات القليلة من الكائنات النباتية الأولية والتى تتضمن

أنواع معينة من البكتريا الحرة (الطليقة) مثل الآزوتوباكتر (Azotobacter) والكلستريدم (Clostridium) والطحالب الخضراء المزرقة Blue- green algae (مثل الأنابينا (Anabaena) والنوستوك (Nostoc)) . إلا أنه يجدر الإشارة هنا أن قائمة الأنواع النباتية التى تستطيع تمثيل النتروجين الجزيئى تزداد يوماً بعد يوم .

النتروجين النتراتى والأمونيومى Nitrate and Ammonia Nitrogen

تمتص معظم جذور النباتات الراقية النتروجين من التربة على الصورة النتراتية (NO_3^-) ، إلا أن هذه الصورة من النتروجين لا يمكن استخدامها مباشرة بواسطة النبات ولكن لابد من اختزالها إلى الأمونيا قبل اتحادها لتكوين المركبات النتروجينية النباتية ، ويلزم لاختزال النترات إلى الأمونيا طاقة التنفس ، لذلك فإن كربوهيدرات النبات لا تدخل فقط فى الهيكل الكربونى لتمثيل الأمونيا ولكنها أيضا تتحلل أثناء التنفس لانطلاق الطاقة اللازمة لاختزال النترات (5, 42) . وقد لاحظ العديد من الباحثين أنه تحت ظروف الاختزال الشديد للنترات وتمثيلها أثناء الإظلام فإن مستوى الكربوهيدرات فى النبات يقل بدرجة كبيرة ، أما النقص فى مستوى الكربوهيدرات تحت هذه الظروف فى الضوء لا يكون مؤثراً وذلك بسبب التعويض الناتج من عملية التمثيل الضوئى . يوضح شكل ٨ — ١ العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات واختزال النترات وتمثيلها .

أول خطوات اختزال النترات هو تحولها إلى النيتريت (NO_2^-)، وقد حدد العلماء هذه الحقيقة باستخلاص النيتريت من الأنسجة النباتية وأيضا باستخلاص إنزيم نيترات ريدكتيز nitrate reductase من أوراق فول الصويا والنيوروسبرا Neurospora « جنس من الفطريات التى تسبب العفن » (12, 25) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن التحضيرات الإنزيمية من النيوروسبرا وأوراق فول الصويا والطحالب الخضراء المزرقة — الأنابينا الاسطوانية (Anabaena cylindrica) يظهر أنها تحتوى على إنزيم نيتريت ريدكتيز nitrite reductase ، هذا الإنزيم الذى يساعد فى اختزال النيتريت إلى الأمونيا (25, 36) ، ولما كان يلزم لتكون النيتريت من النترات انتقال الكترونين إلى النترات فقد اعتقد العلماء فى بادىء الأمر أن مركب الهيبونيتريت hyponitrite (HNO) يتكون كمركب وسيط عند انتقال الإلكترون ، إلا أن بعض الآراء الأخرى تقترح عدم تكون الهيبونيتريت فى الأنسجة النباتية وذلك لعدم ثباته الشديد والذى يسبب تحوله السريع بمجرد تكونه إلى



شكل ٨ - ١ : يوضح العلاقة بين الحالة الكربوهيدراتية للنبات وإختزال النترات وتمثيلها .

مركبات أخرى (43) ، إلا أنه من الواضح الآن أن الهيبونيتريت لا يكون الوسيط فى اختزال N_2 (23) .

كما يعتقد البعض أن مركباً آخر هو الهيدروكسيلامين hydroxylamine (NH_2OH) هو الوسيط فى السلسلة بين التحول النتراتى إلى الأمونيومى ، إلا أنه قد تجمعت ملاحظات استبعدت هذا المركب أيضا كمركب وسيط فى اختزال النترات إلى أمونيا (23) ، لذلك فالرأى السائد أن التفاعلات تسير كمايلى :
« رقم التأكسد لكل مركب قد كتب تحت اسم الرمز لذلك المركب »

$$NO_3^- \xrightarrow[\text{nitrate reductase}]{2e^-} NO_2^- \xrightarrow[\text{nitrite reductase (plastid)}]{6e^-} NH_3$$

nitrate	nitrite	ammonia
+5	+3	−3

وبسبب الإنتشار الواسع للمركبات الوسيطة السابقة فى النبات وتحديد الإنزيمات فى مختلف الأنسجة النباتية التى تساعد على الاختزال ، فإن هذا التتابع الغير عضوى يُظهر السلسلة الهامة لاختزال النترات فى النبات ، إلا أننا ما زلنا نحتاج إلى تحديد أن النتروجين لا بد أن يختزل إلى الأمونيا من عدمه قبل تفاعله مع المركبات العضوية فى النبات .

لو افترضنا أن النترات لا بد أن تختزل إلى الأمونيا قبل دخول النتروجين فى النظام الأيضى ، لذلك فلا بد أن نلاحظ التمثيل السريع للنتروجين عندما تحل الأمونيا كمصدر للنتروجين محل النترات فى تغذية النبات ، فقد لاحظ الباحثون أن تمثيل الأمونيا يكون سريعاً بالمقارنة إلى تمثيل النترات . فالنباتات الغنية المحتوية على الإمداد الكافى من الكربوهيدرات التنفسية تُدخل النتروجين الأمونيومى فى النظام الأيضى بسرعة كبيرة حتى خلال تلك الفترات التى يمتص فيها النتروجين بكميات كبيرة لدرجة أن آثار قليلة جدا من الأمونيا الحرة يمكن أن توجد فى الأنسجة النباتية (38) . وبالعكس فإن كميات النترات الحرة تكون عالية نسبياً فى الأنسجة النباتية . ومع اختزال النترات وتمثيلها فإن تمثيل الأمونيا يعتمد جزئياً على الحالة الكربوهيدراتية للنبات . وبسبب سرعة تمثيل الأمونيا ، فإن الإمداد الكربوهيدراتى لتلك النباتات التى تستخدم الأمونيا كمصدر وحيد للنتروجين يحدث به إفتقار شديد لدرجة منخفضة جدا ضارة بالنبات (26, 28, 40) ، فعلى سبيل المثال فى نبات الطماطم ربما يحدث تكوين نباتات رخوة وعصارية وغير مثمرة وذات نمو خضرى غزير عندما يحدث نضوب للكربوهيدرات .

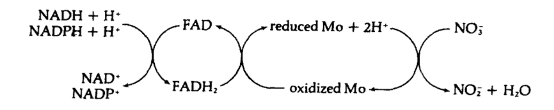
إنزيمات إختزال النترات والنيتريت Nitrate and Nitrite Reductases

ليس فى مجال هذا الكتاب شرح النشاط الإنزيمى المصاحب لكل خطوة من خطوات اختزال النترات ، وبما أن كمية المعلومات التى تجمعت واتيحت حول إنزيمات اختزال النترات والنيتريت لذلك فسوف نشرح بإيجاز شديد طبيعة هذه الإنزيمات والعوامل المساعدة التى تشترك فى التفاعلات وتساعدها .

يعتبر إنزيم إختزال النترات nitrate reductase من الفلافوبروتين المعدنى metalloflavoprotein والذى يساعد فى اختزال النترات إلى النيتريت ، وقد عزل فى صورة نقية جداً (12, 25) ، ويتضمن النظام الإنزيمى نيوكليتيد البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotiede (NADPH or NADH) كمانح للإليكترون ، والفلافين أدينين داى نيوكليتيد flavin adenine dinucleotide (FAD) ، والمولبدنيوم

molybdenum . تعبر الإليكترونات من البيريدين نيوكليتيد إلى FAD حيث ينتج الـ FAD المختزل ($FADH_2$) (سوف نشرح هذه المرافقات الإنزيمية وانتقال الإلكترون فى الفصول التالية) ، ثم تعبر الإلكترونات بعد ذلك من $FADH_2$ إلى المولبدنيوم المؤكسد لينتج المولبدنيوم المختزل ، حيث تنتقل منه الإليكترونات إلى النترات التى تختزل إلى النيتريت (أنظر شكل ٨ – ٢) (26) .

يعتبر إنزيم اختزال النترات من الإنزيمات المستحثة inducible enzyme ، والإنزيم المستحث يمكن تمييزه عن الإنزيم التكونى Constitutive enzyme « الذى يوجد دائماً داخل الكائن » بكونه فى هذه الحالة لا يظهر إلا فى وجود مادة تفاعله الخاصة أو مادة استحثاثه inducer ، ومادة الاستحثاث لتكوين إنزيم اختزال النترات nitrate reductase ربما تكون النترات فى بعض الأنظمة وخاصة تلك التحضيرات الإنزيمية من النباتات الراقية ، والبيانات فى شكل ٨ – ٣ توضح هذه النقطة ، بينما فى الطحالب والنباتات الأخرى فإن مادة الاستحثاث غير واضحة وتحتاج إلى دراسات مكثفة .

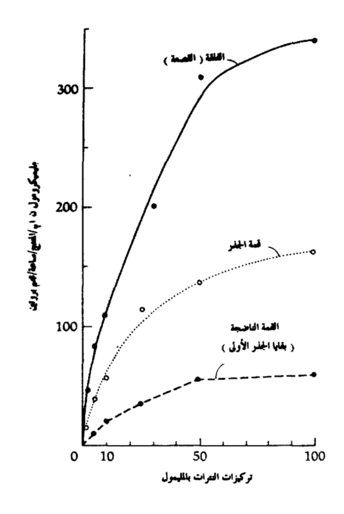


شكل ٨ – ٢ : سلسلة تتابع انتقال الإلكترون فى اختزال النترات بمساعدة إنزيم اختزال النترات nitrate reductase . عن : D.J.D. Nicholas and A. Nason. 1955. Plant Physiol. 30: 135

تأثير الضوء و CO_2 والكلسيوم على إنزيم اختزال النترات

Effect of Light, CO_2, and Calcium on Nitrate Reductase

يعتبر وجود عوامل أخرى مثل الضوء و CO_2 والكلسيوم هامة أيضاً فى تكوين إنزيم اختزال النترات ، فقد أوضحت العديد من الدراسات أنه بالرغم من تكوين هذا الإنزيم فى بعض الحالات النادرة فى الظلام ، إلا أن التخليق العالى لهذا الإنزيم يأخذ طريقه عندما تتعرض النباتات للضوء (6, 15, 20) . ففى الحقيقة قد بين بيفرس وزملاؤه Beevers and his Colleogus (6) ، باستخدام بادرات الذرة وفلقات الفجل أن تخليق



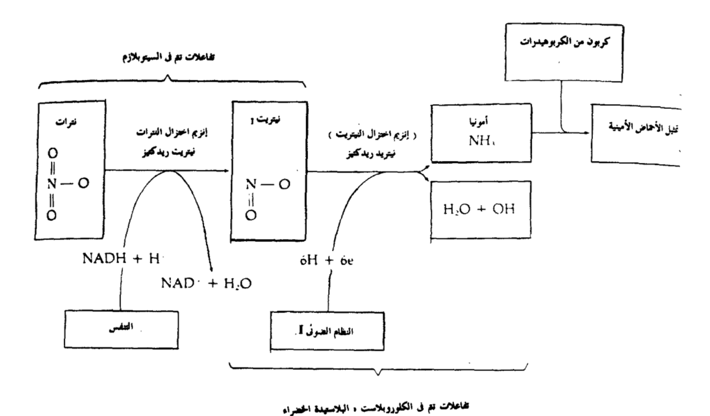
شكل ٨ - ٣ : تأثير النترات على مستوى إنزيم إختزال النترات ن بادرات الذرة . عن W.Wallace. 1973. Plant Physiol. 52:191.

إنزيم اختزال النترات يزداد بزيادة الكثافة الضوئية ، ويعتقد بعض الباحثين (20) أن الحاجة للضوء تنصب فقط على احتياجات النشاط الضوئى التمثيلى فى تخليق هذا الإنزيم ، وقد تأكد هذا الافتراض بما وجد من عدم تكوين هذا الإنزيم عندما أضيئت أوراق البيريلا (Perilla) المحتوية على النترات فى جو خالى من CO_2 (20) . يمكن استمالة تنشيط إنزيم اختزال النترات فى الظلام فى الأوراق الخضراء التى أمدت بالنترات ، ولكن الإنزيم يبدأ فى الاختفاء بعد حوالى ١٢ ساعة بدون ضوء (41) . وتدل هذه الحقيقة أن دور الضوء فى استحثاث إنزيم اختزال النترات هو الإمداد بالمركبات الضوء بنائية اللازمة لإنتاج الطاقة (5) . ولتأكيد تلك النظرية ، فقد لاحظ ترافز وكى Travis and Key (42) زيادة نشاط إنزيم اختزال النترات فى المجموع الخضرى لبادرات ذرة عمرها من ٣ إلى ٥ أيام نامية فى الظلام وأمدت صناعيا بالجلوكوز . ربما أن النظام الضوئى ١ من التمثيل

الضوئى ضرورى لاختزال النترات حيث أن هذه العملية تشجع اختزال $NADP^+$.

وجد بيلسون وهاربر Paulsen and Harper (29) أن نقص الكالسيوم فى بادرات القمح (قمح الخبز العادى Triticum aestivum) يؤدى عادة إلى تراكم كمية كبيرة من النيتريت وهذا يسبب تثبيط تمثيل إنزيم اختزال النترات ، لذلك فقد اقترحا هذان العالمان أن تراكم النيتريت لا يرجع إلى أى تأثير لنقص الكلسيوم على إنزيم اختزال النيتريت ولكنه يرجع إلى منع العبور بين الخلوى للنيتريت المتسبب عن هذا النقص . وكما يوجد إنزيم اختزال النترات فى السيتوبلازم ، بينما يسكن إنزيم اختزال النيتريت فى البلاستيدات الخضراء (32) . ويعتبر الكلسيوم من العوامل اللازمة والمكملة وظيفياً لأغشية خلايا النبات (10) . ومع الأخذ فى الاعتبار مكان وجود إنزيم اختزال النيتريت وتأثير الكلسيوم على الأغشية الخلوية النباتية يمكننا التكهن بعدم تحرك وانتقال النيتريت داخل الخلية إلى البلاستيدات الخضراء فى تلك النباتات التى تعانى من نقص الكلسيوم . وتثبيط التحرك هذا يمكن أن يسبب تراكم النيتريت فى السيتوبلازم والذى يعنى أيضاً تثبيط تمثيل إنزيم اختزال النتراث nitrate reductase .

قد تم عزل إنزيمات اختزال النيتريت من كل من الأنسجة الخضراء حيث تسكن تلك الإنزيمات البلاستيدات الخضراء ، وأيضاً من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية مثل جذور الطماطم والشعير وفلقات الذرة Corn scutella (8,32,33) وتعمل إنزيمات اختزال النيتريت البلاستيدى مع الفيريدوكسين المختزل reduced ferredoxin ، NADH أو NADPH كمانحات للإلكترون ، أما تلك الإنزيمات الإختزالية من الأنسجة اللا تمثيل ضوئية لا تستطيع اكتساب الإليكترونات مباشرة من نيوكليتيدات البريدين المختزلة reduced pyridine nucleotides (8) . وبالعكس فإن إنزيم إختزال النيتريت لبكتريا القولون المعروفة بالإشرشيا (Escherichia coli) تكتسب الإلكترونات مباشرة من نيوكليتيدات البريدين المختزلة وبهذا الأسلوب فهى تشابه فى ذلك إنزيمات إختزال النيتريت البلاستيدى (21,22) . الـ ATP والنحاس أو الحديد أو الإثنين معاً يمكنها أيضاً أن تشارك فى نشاط إنزيم إختزال النيتريت .



شكل ٨ - ٤ : رسم تخطيطى عام يوضح إختزال النترات والنيتريت .

شكل ٨ – ٤ يمثل تخطيط عام لعملية اختزال النترات ، وبالرغم من أن هذا التخطيط يوضح واحدة من أكبر الميكانيكيات شيوعاً فى النباتات الخضراء إلا أنه بدون شك يوجد استثناءات .

يحتوى إنزيم اختزال النترات على البروتين الفلافينى (FAD) Flavin Protein والمولبدنيوم والتى تعمل كحاملات للإلكترون من $NADH_2$ إلى أوكسيجين NO_3^- . وبالرغم من أن الـ $NADH_2$ يعتبر المانح العادى للإلكترون فى بعض النباتات ، إلا أن بعض المانحات الأخرى مثل $FADH_2$ و $FMNH_2$ و $NADPH_2$ يمكنها أن تقوم هى الأخرى كمانحات للإلكترون بالتالى (23) .

ويعتبر أيضاً إنزيم إختزال النيتريت (نيتريت ريدكتيز nitrite reductase) من الفلافوبروتين المعدنى metalloflavoprotein . المركبات الوسطية « أو المرحلية » بين NH_3, NO_2 فيعتقد أخيراً ارتباطها مع الإنزيم وقد اقترح مورفى وآخرين Murphy (24) and others أن إنزيم إختزال النيتريت ما هو إلا بروتين مفرد والذى يساعد اختزال NO_2 إلى NH_3 مباشرة من مختزلات النظام الضوئى I « أنظر الفصل الثالث عشر لشرح هذا النظام » . ربما يعمل الفريدوكسين المختزل reduced ferredoxin أو

نيوكليوتيدات البيريدين المختزل reduced pyridine nucleotide كمانحات للإلكترون لاختزال النيتريت كما يظهر أن الـ ATP ضرورى للتنشيط .

النتروجين العضوى Organic Nitrogen

العديد من النباتات قادرة على إستخدام النتروجين العضوى بجانب النتروجين الغير عضوى كمصدر للنتروجين اللازم للنمو . فالعديد من الأحماض الأمينية والأميدات يمكن أن تزود النبات بإحتياجاته من النتروجين الميسر للنمو . كما تعتبر اليوريا مصدراً جيداً للنتروجين العضوى . هذه المركبات هى المصادر الأساسية العضوية الوحيدة التى يمكنها إمداد النبات بإحتياجاته من النتروجين بالكميات التى يحتاجها لنموه الطبيعى مع بعض الاستثناءات القليلة جداً . ومعظم نتروجين التربة يكون مرتبطاً على الصورة العضوية أساساً كبروتين . وينتج عن انحلال البروتين الأحماض الأمينية الحرة ، وإما أن تتأكسد تلك الأحماض الأمينية ويصبح نتروجينها على صورة أمونيا والتى تتأكسد بدورها إلى النترات قبل امتصاصها بواسطة النبات . أو أن الأحماض الأمينية ربما تستخدم مباشرة بواسطة النبات ، فالعديد من كائنات التربة الدقيقة يمكنها تمثيل الأحماض الأمينية وتنافس النباتات الراقية على هذا المصدر من النتروجين .

لم يلق تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة النباتات الكاملة الإهتمام الكافى من العلماء ، إلا أن الإهتمام إنصب بدرجة أساسية على تمثيل الأحماض الأمينية بواسطة الأنسجة النباتية التى تنمو فى مزارع الأنسجة المعقمة . وقد دلت الأبحاث المبكرة التى قام بها وايت White (48) أن أحماض أمينية معينة يمكن أن تعمل كمصدر للنتروجين لجذور الطماطم المقطوعة . منذ تلك التجارب الرائدة لوايت فقد ثبت أن الأحماض الأمينية يمكنها أن تمتص بواسطة مختلف الأنسجة النباتية .

قد ثبت أن رش اليوريا $NH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-NH_2$ على الأوراق هى الطريقة الفعالة لعلاج نقص النتروجين فى العديد من النباتات (19) . ويعتقد أن أول خطوات الإستفادة من اليوريا هو التحلل المائى السريع بواسطة إنزيم اليوريز Urease لتنتج الأمونيا وثانى أكسيد الكربون (27) :

$$NH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-NH_2 \xrightarrow{urease} 2NH_3 + CO_2$$

اقترح العديد من الباحثين أن اليوريا يمكن فى بعض الحالات تمثيلها مباشرة دون تحللها مائياً إلى الأمونيا وثانى أكسيد الكربون . والطريق الوحيد المحتمل فى اتحاد جزىء اليوريا هو اندماجه مع الأورنيثين ornithine (حمض أمينى) لتكوين الحمض الأمينى الأرجينين arginine (7, 17, 46) ، إلا أن الملاحظات المقنعة لهذا الطريق لم تثبت بعد .

النتروجين الجزيئى Molecular Nitrogen

إلى حد بعيد ، فإن معظم الإمداد الوفير من النتروجين يوجد فى القشرة الأرضية والصخور والرسوبيات (من ١٧,٥ إلى ١٨,٤ × ١٠^١٥ طن) أما الإحتياطى الكبير الذى يقع فى المرتبة الثانية للنتروجين الجزيئى(N_2) فيوجد فى الغلاف الجوى (من ٣,٥ إلى ٤,٠ × ١٠^١٥ طن) . وبالرغم من هذه الكمية الهائلة من النتروجين الجزيئى فى الطبيعة إلا أن نسبة قليلة من النباتات تستطيع تثبيت أو تمثيل هذا الإمداد الوفير من النتروجين ، وهذه النباتات دنيئة التركيب ، مثل مجموعة معينة من البكتريا والطحالب الخضراء المزرقة . وبالرغم من أن النباتات الراقية لاتستطيع الإستفادة من النتروجين الجزيئى بطريقة مباشرة ، إلا أن بعضها يستطيع الإستفادة بطريقة غير مباشرة من خلال وساطة الكائنات الدقيقة فى التربة . قبل إمكان إستخدام النتروجين الجزيئى « N_2 أو نتروجين الغلاف الجوى » بواسطة معظم النباتات فلا بد من تحوله إلى النترات NO_3^-، والأمونيا(NH_3)أو الأمونيوم NH_4^-«الصورة الكيتونية للأمونيا (NO_3^-) يتم تحويل CO_2 إلى NH_4^+ لاتكافلياً وتعرف هذه الحالة بتثبيت النتروجين لاتكافلياً (asymbiotic nitrogen fixation) أو تثبيت النتروجين بما يسمى الكائنات الحية الحرة — أو الكائنات التى لاترتبط مع غيرها . كما يمكن أن يتحول النتروجين الجزيئى إلى الأحماض الأمينية بواسطة تكافلية تثبيت النتروجين Symbiotic nitrogen fixation « تثبيت النتروجين بواسطة الكائنات الحية المرتبطة تكافلياً مع بعضها » . لذلك فإن N_2 يصبح ميسوراً للنبات بتثبيت النتروجين ، وهذه العملية ماهى إلا إختزال N_2 إلى NH_4^+ وتحدث هذه العملية دائماً بواسطة الكائنات الدقيقة الأولية Prokaryotic organism .

تثبيت النتروجين لا تكافلياً Asymbiotic Nitrogen Fixation

عُرف تثبيت النتروجين بواسطة الكائنات الحية فى النصف الأخير من القرن التاسع عشر . فقد تمكن جودن (Jodin) سنة ١٨٦٢ من ملاحظة فقد للنتروجين الجوى والأوكسجين فى نظام مغلق يحتوى على محلول غير معقم ومصدر للكربون . قد لاحظ

بيرثلوت (Berthelot) عام ١٨٨٥ أن النتروجين المثبت فى عينة من التربة الغير معقمة يمكن تقديره بالتحليل الكيميائى وهذا التثبيت يزداد بمرور الوقت . وبالرغم مما تقدم فإن الفضل الأول يرجع إلى وينجرادسكى Winogradsky سنة ١٨٩٤ الذى تمكن من عزل البكتريا اللاهوائية المثبتة للنتروجين الجزيئى ومشاهدتها والمعروفة بإسم الكلوستريديم (Clostridium pastorianum) .

فى عام ١٩٠١ تمكن العالم بيجرنيك Beijerinck من عزل إثنين من الكائنات الدقيقة الحرة المثبتة للنتروجين وهما (Azotobacter chroococcum) و (Azotobacter agile) وهما من البكتريا الهوائية . ومنذ ذلك التاريخ فقد وجدت العديد من الأنواع التابعة للآزوتوباكتر والمثبتة للنتروجين . ويمكن أيضاً أن يثبت النتروجين الحر بواسطة عدد كبير من الطحالب الخضراء المزرقة . وسوف نشرح باختصار الاحتياجات والمثبطات والكيمياء الحيوية لتثبيت النتروجين الجزيئى .

الظروف البيئية اللازمة لتثبيت النتروجين

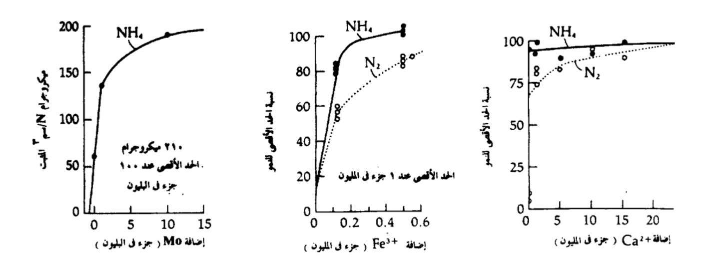
Environmental conditions necessary for nitrogen fixation :

لا تحتاج عملية تثبيت النتروجين إلى إحتياجات خاصة بالكائن الحى المثبت للنتروجين سوى الظروف البيئية اللازمة للنمو الجيد للكائن المثبت للنتروجين ، باستثناء إحتمال واحد فقط اللهم إلا الإحتياجات إلى تلك الكميات من العناصر المعدنية اللازمة لزيادة تثبيت النتروجين . وقد أجمع العديد من الباحثين أنه من الثابت الآن أن عناصر الموليبدنيوم والحديد والكلسيوم تحتاجها تلك العملية بكميات أكبر عند استخدام النتروجين الجزيئى عن تلك اللازمة عند استخدام النتروجين الأمونيومى . وبالتالى فقد اقترح أهمية تلك العناصر فى عملية تثبيت النتروجين . ويوضح كل من شكل ٨ — ٥ وجدول ٨ — ١ تأثير التركيزات المختلفة لهذه العناصر الثلاثة على نمو الآزوتوباكتر الفنلندية (Azotobacter vinelandii) .

وقد تناولت معظم البحوث المركزة عن إحتياجات هذه العناصر الثلاثة لتثبيت النتروجين على تلك الاحتياجات لعنصر المولبدنيوم أما عن تلك الاحتياجات من عنصرى الحديد والكلسيوم فلم تلق الاهتمام الكافى . وقد أوضح ويلسون Wilson (50) أن الإحتياجات من المولبدنيوم قد حددت لكل كائن مثبت للنتروجين على حده .

تثبيط تثبيت النتروجين : Inhibition of nitrogen fixation : يمكن تقسيم تثبيط النتروجين إلى ثلاث محاور — ١ — تثبيط فى الأيض الخلوى — ٢ — تثبيط بالهيدروجين

الجزيئى – ٣ – تثبيط بالنتروجين المرتبط . لما كان النمو الجيد مرتبط بتثبيت النتروجين لذلك فلا يوجد أدنى شك فى أن مثبطات الأيض الخلوى أيضاً مثبطات لتثبيت النتروجين .



شكل ٨ – ٥ : تأثير Mo و Fe^{3+} و Ca^{2+} على نمو الآزوتوباكتر الفنلندية (Azotobacter vinelandii) . الاحتياجات من المولبدنيوم والحديد والكلسيوم أكبر عند استخدام النتروجين الجزيئى عن استخدام الأمونيا .

عن : **P.W. Wilson. 1958. A vmbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 8:9 Berlin: Springer.**

جدول ٨ – ١ : إحتياجات المولبدنيوم لتثبيت النتروجين الجزيئى بواسطة الآزوتوباكتر الفنلندية (Azotobacter Vinelandii) وجميع القيم كتبت كميكروجرام N مثبت لكل ملليمتر .

NH_4^+		N_2		
بدون إضافة Mo	بإضافة Mo	بدون إضافة Mo	بإضافة Mo	التجربة
200	201	50	205	I
301	279	58	212	II

مصدر هذه البيانات عن : *After R.G. Esposito as reported by P.W. Wilson (1958) in W. Ruhland, ed.,* Encyclopedia of Plant Physiology *8:9. Berlin: Springer.*

من الحالات الخاصة المثبطة للأيض والتى تؤثر بشدة على تثبيت النتروجين هو أول أكسيد الكربون CO المثبط لعملية التنفس ، فقد دلت الملاحظات أن عملية تثبيت النتروجين أكثر حساسية لسُمية CO من عملية التنفس (57) . يمكن الاستنتاج من ذلك أن أول أكسيد الكربون ربما يثبط عملية تثبيت النتروجين بطريقة مباشرة أكثر منها غير مباشرة خلال عملية التنفس .

الهيدروجين الجزيئى يعمل كمثبط متخصص لتثبيت النتروجين وهو لا يشابه فى ذلك أول أكسيد الكربون . ونحن نعنى بهذا أن التثبيط يلاحظ فقط عندما يكون المصدر الوحيد للنتروجين هو النتروجين الجزيئى ولا تضاف صور أخرى من النتروجين المرتبط (52,53) ، وقد أُقترح تفسيران لهذا التثبيط : ربما يتنافس الهيدروجين فيزيقياً مع النتروجين على السطوح الفعالة النشطة لبعض الإنزيمات التى تصاحب تثبيت النتروجين ، أو أن هذا التثبيط ربما يرجع إلى وظيفة إنزيم الهيدروجينيز hydrogenase فى تثبيت النتروجين .

وقد نال التفسير الثانى معظم الإنتباه حيث توجد شواهد غير مباشرة عن الصلة بالهيدروجينيز تلك الإنزيم الذى يستخدم الهيدروجين الجزيئى كمادة للتفاعل مع تثبيت النتروجين .فعلى سبيل المثال يزداد الهيدروجينيز زيادة ملحوظة فى الآزوتوباكتر «بكتريا التأزت – Azotobacter » والرودوسبيريليم (Rodospirillum) عندما تغذى هذه الكائنات بالنتروجين الجزيئى بدلاً من النتروجين المرتبط (13,14) . ينتج طحلب الكلوريلا (Chlorella Pyrenoidosa) إنزيم الهيدروجينيز النشط عند نقله إلى جو من الهيدروجين (36,37) . وقد أيد وساطة هذا الإنزيم فى إختزال النيتريت فى طحلب الكلوريلا (37) .

يثبط تثبيت النتروجين على وجه العموم بواسطة الأمونيا أو تلك المركبات السهلة التحول إلى الأمونيا مثل النترات أو النيتريت . تلك المركبات لا تدخل فى ميكانيكية تثبيت النتروجين ولكنها فقط تفضل فى الإستهلاك عن النتروجين الجزيئى كمصادر للإمداد بالنتروجين . وبمعنى آخر لو أن كل من النتروجين الجزيئى والنتروجين المرتبط يوجدان جنباً إلى جنب فإن النتروجين المرتبط سوف يُفضل فى الإستخدام عن النتروجين الجزيئى ، ومع ذلك فإن كلاً من الصورتين النتروجينيتين ربما تستخدمان فى آن واحد وهذا مايحدث عادة .

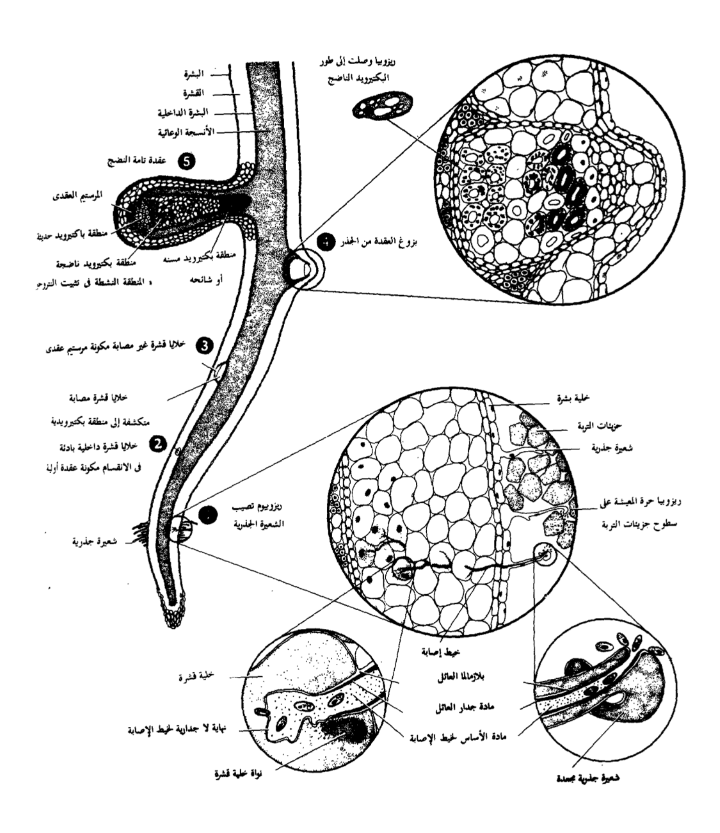
مازالت معلوماتنا عن سلسلة خطوات تثبيت النتروجين ضئيلة وسطحية ، وقد أوضحت التجارب المستخدم فيها المشابه الذرى الثابت ^{15}N بما لا يدع مجالاً للشك أن

الأمونيا تحتل وضعاً مميزاً فى هذه السلسلة . إلا أن السؤال الهام عن تلك المركبات الوسطية التى تتكون بين النتروجين الجزيئى والأمونيا لم يجاب عليه حتى الآن بإقناع .

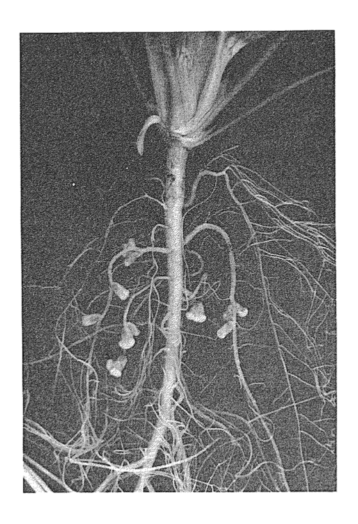
تثبيت النتروجين تكافلياً Symbiotic Nitrogen Fixation

مجموعة كبيرة نسبياً من النباتات خاصة البقوليات تحصل على النتروجين المثبت تكافلياً بمصاحبة بكتريا التربة من جنس الرايزوبيوم Rhizobium (أنظر شكل ٨ - ٦) . فى نبات الحور alder تكون العلاقة التكافلية مع أنواع معينة من جنس الأكتينومايسيس Actinomyces . وفى كلتا الحالتين ليس لأى من الكائنين النباتيين « العائل والبكتريا » القدرة على تثبيت النتروجين بمفرده دون إعتماد كل منهما على الآخر . والعلاقة التكافلية بين البقوليات والريزوبيوم تظهر أنها تخصص نوعى Species-Specific . عندما يصيب نوع معين من الريزوبيم البقوليات لا يعنى ذلك تثبيت النتروجين . والمكان الحقيقى لتثبيت النتروجين يكون فى العقد التى تتكون فى جذور النبات البقولى كنتيجة لاختراق الريزوبيا . من خلال تلك العقد يمد الكائن الدقيق العائل بالنتروجين المثبت « المختزل » أما النبات العائل فيمد الكائن الدقيق بالكربوهيدرات الذائبة .

ويكون مظهر المنفعة لهذا الارتباط هو استحثاث واستمالة نمو خلايا الجذر نتيجة لاختراق هذه البكتريا لجذور العائل . وقد لاحظ الباحثون عادة تراكم وتجمع بكتريا التربة بالقرب من جذور النبات وخاصة جذور النباتات البقولية ، وربما يرجع هذا التراكم بسبب إفرازات جذور النبات لعوامل نمو معينة إلى التربة . حينئذ أما أن تخترق البكتريا قمة الشعيرة الجذرية اللينة نسبياً أو أن تغزو محطمة وممزقة تلك الشعيرات ويتقدم خيط الإصابة خلال أنسجة القشرة حتى المنطقة الوسطية من البشرة الداخلية والبريسيكل وتبدأ الخلايا فى البشرة الداخلية « أندودرمس » والبريسيكل فى الانقسام وتنمو العقدة بسرعة وتأخذ طريقها إلى سطح الجذر . والملاحظة الوحيدة الجديرة بالذكر وأول من شاهدها هو ويبف وكوبر Wipf and Cooper (55) فى عام ١٩٣٨ وهى أن خلايا العقدة تحتوى على ضعف عدد الكروموزومات الموجودة فى الخلايا الجسمية للنبات . وقد أوضح ويبف وكوبر فى دراسة أجريت فيما بعد (56) على تكوين العقدة فى البسلة pea والحمص الجبلى Vetch أن نجاح تكوين العقدة يحدث فقط عندما تغزو البكتريا الجذر عقدية الخلايا المحتوية على ضعف عدد الكروموزومات بالنسبة لخلايا النبات الجسمية . هذه الخلايا تتنبه إلى النشاط المرستيمى نتيجة للغزو وتكون العقدة . إذا لم توجد الخلايا ذات العدد الكروموزومى المضاعف فى منطقة الجذر المخترقة بواسطة



شكل ٨ - ٦ : إختراق الريزوبيا rhizobia للشعيرة الجذرية لنبات بقولى . تتجعد الشعيرة عند قمتها ثم تصاب بالطور الخيطى وفى النهاية تتكون العقدة .



شكل ٨ – ٧ : العقد على جذور البرسيم . مهداة من B.W. Pennypacker and W.A. Kendal, The Pennsylvania State University, and USDA Regional Pasture research Laboratory.

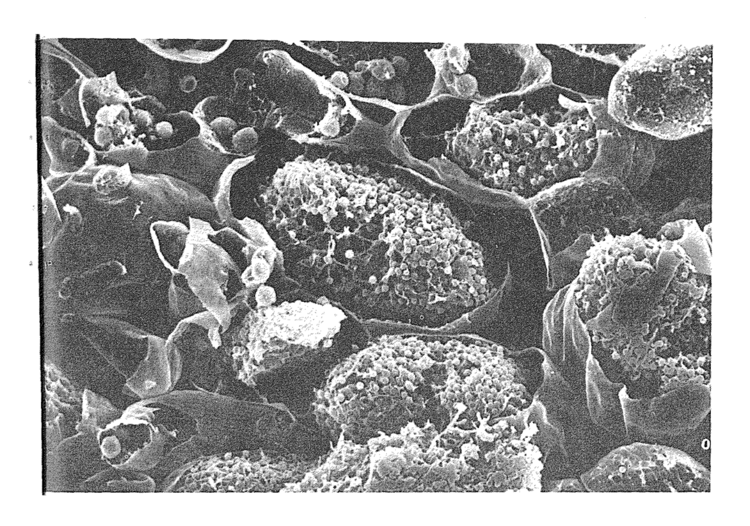
خيط الإصابة فلا تتكون العقدة . شكل ٨ – ٧ يبين جذور البرسيم وعليها العقد وشكل ٨ – ٨ فهو صورة تفصيلية إلكترونية دقيقة مجسمة للعقد الجذرية المصابة للزيتون الخريفى autumn olive .

العوامل « أو العامل » المسبب للنمو الغزير للخلايا المكونة للعقدة الجذرية غير معروف الآن . ومن المعروف أن الريزوبيا تفرز الهرمون النباتى المسمى أندول حمض الخليك Indol acetic acid (IAA) ، إلا أن العديد من كائنات التربة الدقيقة لها القدرة على إنتاج الـ (IAA) هذا ولكن ليس لها القدرة على تكوين عقد .

البقلهيموجلوبين وميكانيكية تثبيت N_2 تكافلياً فى العقد

Leghemoglobin and Mechanism of Symbiotic N_2 Fixation in Nodules

وتمزيق العقد الجذرية يؤدى إلى وجود صبغة حمراء اللون والتى تشبه فى صفاتها



شكل ٨ – ٨ : صورة دقيقة إلكترونية تفصيلية مجسمة للأكتينومايسيت actinomycete والخلايا المصابة لعقدة جذر الزيتون الخريفى . مكبرة × ٦٥٠ عن D.Baker, W. Necomb. J.GTorrey 1980 Characterization of an ineffective actinorhizal microsymbiont, Frankia Sp. Eull (Actinomycetales). Can. J.Microbiol. 26: 1072-89. Photo courtesy of D.Baker and E. Seling.

الهيموجلوبين لخلايا الدم الحمراء . تسمى تلك الصبغة الحمراء للعقد الجذرية بالبقلهيموجلوبين «منسوخة عن الإنجليزية leghemoglobin حيث أن الثلاث أحرف الأولى من الكلمة الإنجليزية legum وهى تعنى بقولى » وهذه الصبغة يبدو أنها مُنتج من معقد الريزوبيم والبقل ، حيث لا توجد الصبغة فى أى من الكائنين الناميين بمفردهما (3) والعقد التى ينقصها البقلهيموجلوبين لا تستطيع تثبيت النتروجين . وقد لاحظ العديد من الباحثين (45) العلاقة بين تركيز البقلهيموجلوبين ومعدل تثبيت النتروجين والتى قادتنا إلى العلاقة المؤكدة بين البقلهيموجلوبين وتثبيت النتروجين التكافلى . والبقلهيموجلوبين حامل للأوكسجين ، والأوكسجين(O_2) لازم لسلسلة إنتقال الإلكترون للريزوبيوم باكتيرويد « المستعمرة الريزوبية فى العقدة البكتيرية للعائل » « أنظر شكل ٨ – ٩ » . وبسبب شراهتها الشديدة جداً للأوكسجين فإن

البقلهيموجلوبين يمد العقد الجدر بكتيرية بالأوكسجين بسرعة حتى تحت النقص الشديدفى مستوى الأوكسجين الحر (14) . وتدل الملاحظات أيضاً أن البقلهيموجلوبين يحفظ مستوى الأوكسجين الجزيئى منخفضاً فى البكتيرويد bacteriod ، هذه الوظيفة للبقلهيموجلوبين فى غاية الأهمية لأن إنزيم النتروجينيز Nitrogenase حساس جداً إلى وجود ا٢ ويفقد نشاطه فى وجوده(ا٢) وعدم قدرة العقد الخالية من البقلهيموجلوبين على تثبيت الأوكسجين نتيجة لهذه الظروف وبالتالى لا تستطيع تثبيت النتروجين تحت ظروف وجود ا٢ حر .

شكل ٨ - ٩ يوضح الخطوات الكميوحيوية لتثبيت النتروجين تكافلياً . ويحفز إختزال النتروجين إلى الأمونيا بواسطة معقد من الإنزيمات يعرف بالنيتروجينيز (30, 31) Nitrogenase . ويظهر أن بعض المغذيات الدقيقة أساسية لهذه العملية مثل الحديد والنحاس والكوبلت والمولبدنيوم . أما الإحتياجات للحديد فقد ترجع إلى أهميته فى تركيب البقلهيموجلوبين بينما النحاس لازم أيضاً فى تمثيل البقلهيموجلوبين ، أما الكوبلت فهو جزء أساسى لفيتامين ب ١٢ B^{12} وهو مركب يمكن أن يدخل فى تكوين البقلهيموجلوبين واحتمال ذلك ربما من خلال سلسلة البربيونيت Propionate Pathway أما إحتياجات الكوبلت فقد تأكدت فقط فى تلك النباتات التى تستطيع تثبيت النتروجين الجزيئى (11) . لو أن النتروجين المرتبط « مثل النترات أو الأمونيا » يقدم إلى النباتات البقولية المثبتة للنتروجين تكافلياً فليس هناك أى حاجة إلى الكوبلت (2 - 1) . أما وظائف المولبدنيوم هو تبادل الإلكترونات كمكتسب للإلكترون ومانح له فى اختزال النتروجين إلى أمونيا .

وكما هو موضح بشكل ٨ - ٩ فإن N_2 يختزل إلى الداى أميد diimide (HN=NH) (إيميد imide أى مركب يشتق من الأمونيا بإحلال ذرتى هيدروجين) ثم إلى الهيدرازين ($NH_2—NH_2$) ثم إلى الأمونيا (NH_3) .وعملية إختزال N_2 يمكن تلخيصها فيما يأتى :

١ - يظهر أن الإلكترون والهيدروجين يُمنحان خلال الفيريدوكسين Ferredoxin [أو أى مختزل آخر لنظام نقل الإلكترون ودورة كربس (أنظر الفصلين الثالث عشر والسادس عشر)] إلى البكتيرويد « المستعمرة البكتيرية فى العقدة الجذرية (bacteriod) » .

٢ - يمد هذا البكتيرويد بال ATP بواسطة الأكسدة الفسفورية «أنظر الفصل السادس عشر» .

٣ – يلزم الـ ATP فى إنتقال الإلكترونات من معقد البروتين الحديدى إلى Fe Mo لاحديد مولبدنيوم «ح مو» لنظام النيتروجينيز إلى عملية الإختزال (54) .

٤ – تنتج دورة كربس للبكترويد الأحماض الكيتونية التى تدخل فى تفاعلات مع NH_3 لتكوين أحماض أمينية . ومعظم تلك الأحماض الأمينية تنتقل إلى العائل .

٥ – يعمل البقلهيموجلوبين على نقل الأوكسجين لتوليد الـ ATP .

٦ – معقد إنزيم النتروجينيز والذى ماهو إلا معقد حديد بروتينى يتوسط إنتقال الإلكترونات والفريدوكسين إلى معقد البروتين حديد مولبدنيوم حيث من المحتمل أن يأخذ إختزال N_2 طريقة .

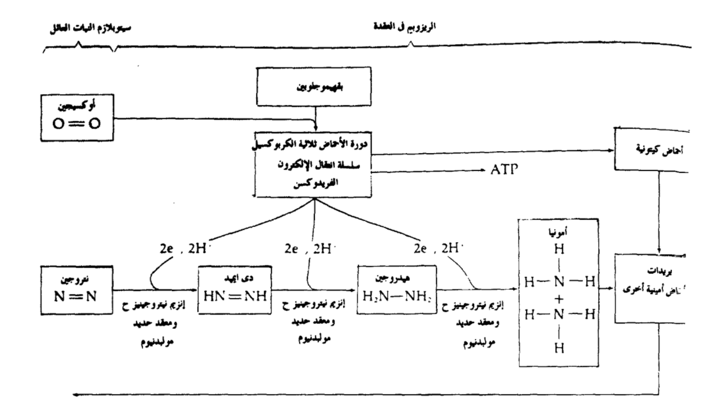
الطحالب الخضراء المزرقة أيضاً من مثبتات النتروجين . وربما فى المستقبل القريب سوف تبنى نظم الزراعة على مزارع الطحالب المثبتة للنتروجين وأحد المحاصيل النباتية . وقد توصل العلماء فى جامعة كاليفورنيا فى دافز California at Davis إلى زراعة الطحالب الخضراء المزرقة بنجاح فى مزارع الأرز[١] .

التحولات النيتروجينية فى التربة Nitrogen Converters in Soil

ربما تحدث أكسدة الأمونيا إلى النترات فى التربة خلال وساطة مجموعتين من البكتريا : النيتروزوموناس Nitrosomonas والنيتروباكتر Nitrobacter . وتحصل تلك الكائنات الدقيقة على الطاقة اللازمة لنموها خلال أكسدة الأمونيا أو النيتريت . وبمعنى آخر فإن كلا من النيتروزوموناس والنيتروباكتر بكتريا ذاتية التغذية antrophic وتحتاج فقط إلى المواد الغير عضوية لنموها . مع إختلاف واحد كبير ، هذا النوع من النمو مشابه لذلك الذى يوجد فى النباتات الخضراء . هذا الخلاف يكمن فى كون النباتات الخضراء تستمد طاقتها من الضوء الشمسى ، أما فى بكتريا النترته nitrification فإن الطاقة المستخدمة تستمد من أكسدة الأمونيا أو النيتريت . وقد عزلنا كلاً من هذين الكائنين الدقيقين فى عام ١٨٩١ بواسطة ونجرادسكى Winogradsky . وقد أوضح أن النيتروزوموناس تستطيع تحويل الأمونيا فقط إلى النيتريت أما تلك النيتروباكتر لازمة

---

(١) يعرف هذا النوع من التسميد بالتسميد البيولوجى وقد ظهر حديثاً اتجاه إلى هذا اللون من التسميد لتوفير الطاقة اللازمة لصناعة الأسمدة الأزوتية الكيميائية وأيضا لتقليل تلوث التربة الزراعية بالأسمدة الكيميائية خاصة بعد ظهور أزمة الطاقة .



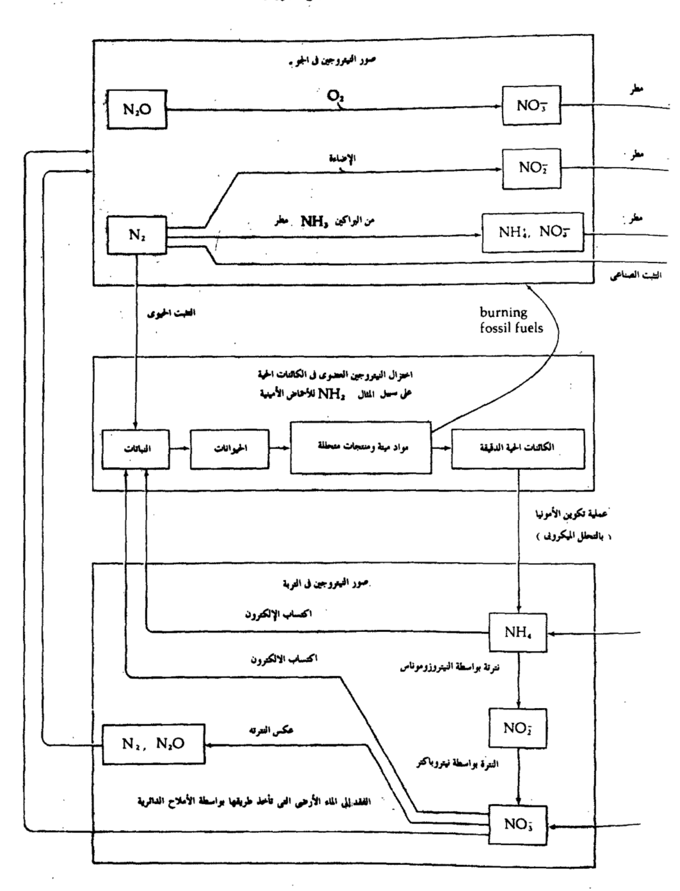
شكل ٨ ٩ : معظم تفاعلات تثبيت N_2 الذى يأخذ طريقة فى مستعمرة الريزوبيم بكتيرويد كما تحفز بواسطة عقد إنزيم النتروجينيز ومعقدى الحديد بروتين والحديد مولبدنيوم بروتين .

للمزيد من تحول النيتريت إلى نترات . وتسمى عملية تحول الأمونيا إلى النيتريت وأيضاً نترات بعملية النترته nitrification

$$NH_3 \xrightarrow{Nitrosomonas} NO_2 \xrightarrow{Nitrobacter} NO_3$$

يحدث أيضاً تحول للنيترات إلى أكسيد النيتروز (N_2O) وغاز النتروجين من خلال وساطة أصناف كائنات التربة الدقيقة وتعرف هذه العملية بعكس النترته denitrification . عملية عكس النترته والتى تنتهى بخروج غاز النتروجين إلى الغلاف الجوى تكمل الدورة المعقدة للنتروجين فى الطبيعة . كمية صغيرة من النتروجين المثبت تدخل التربة عن طريق الأمطار الرعدية (noinstorms) . أما الكمية العظمى من النتروجين المثبت فتدخل التربة عن طريق الكائنات الدقيقة المثبتة للنتروجين الجزيئى . تأخذ النباتاتِ النتروجين المثبت هذا تحوله إلى العديد من المركبات النتروجينيه العضوية

للنبات . هذا النتروجين العضوى النباتى يدخل فى إنماء نتروجين الحيوانات المتغذية على النبات ، حيث لا تستطيع الحيوانات تحويل النتروجين الغير عضوى إلى الصورة العضوية ولا بد لها أن تبتلع النتروجين العضوى المتكون والمجهز من قبل كمركبات أساسية فى تغذيتها . وعند موت تلك الحيوانات والنباتات فإن النتروجين العضوى بها يعود إلى التربة من خلال ميكروبات تحللية وتنتج الأمونيا ثم تتحول الأمونيا بسرعة بواسطة عملية النترتة ، والنترات حينئذ إما أن تُيسر للتغذية النباتية أو تتحول إلى غاز النتروجين فى عملية عكس النترته . شكل ٨ – ١٠ يمثل تخطيط لهذه الدورة «وهى ماتعرف بدورة النتروجين فى الطبيعة» .



شكل ٨ - ١٠ : دورة النتروجين

أسئلة

٨ ١ أذكر إنزيمين يشتركان فى إختزال النتروجين فى بعض النباتات ، وماهى العوامل الهامة التى تشترك فى اختزال النترات بواسطة أحد هذين الإنزيمين ؟

٨ - ٢ ماهى الإختلافات الرئيسية بين الإنزيم «المحفز» أو المستحث inducible enzyme والإنزيم الداخلى Constitutiue enzyme ؟

٨ ٣ أين يوجد فى الخلية النباتية إنزيم اختزال النترات nitrate reductase وماهى العلاقة بين مكان وجوده ونشاطه ؟

٨ - ٤ أذكر العمليات التى تشترك فى تيسير النتروجين للنبات .

٨ - ٥ ماهى المنفعة التى تعود على النبات والكائنات الدقيقة من العلاقات التكافلية للريزوبيا والبقوليات ؟

٨ - ٦ ما هو دور البقلهيموجلوبين فى العقد الجذرية ؟

٨ - ٧ أرسم تخطيط لعمليات تثبيت النتروجين التى تحدث بواسطة المستعمرة العقدية (bacteriod) للبقوليات .

٨ - ٨ ماهى فائدة زراعة البقوليات زراعيا بجانب الحصول على محصولها؟

٨ - ٩ إشرح عملية عكس النترته .

٨ - ١٠ هل النتروجين متحرك فى النبات؟ وماهى المركبات التمثيلية الكبرى التى تحتاج إلى النتروجين لتمثيلها ؟

٨ - ١١ أذكر الكائنات الحية الدقيقة الهامة التى تلعب دورا فى دورة النتروجين . وما هو دورها المحدد فى هذه الدورة ؟

قراءات مقترحة

Bauer, W.D. 1981. Infection of legumes by rhizobia. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:407–449.

Brill, W.J. 1977. Biological nitrogen fixation. *Sci. Amer.* 236(3):68–81.

Burris, R.H. 1976. Nitrogen fixation. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Guerrero, M.G., J.M. Vega, and M. Losada. 1981. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:169–204.

Hewitt, E.J., D.P. Hucklesby, and B.A. Notton. 1976. Nitrate metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.

Mortenson, L.E., and R.N.F. Thorneley. 1979. Structure and function of nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 48:387–418.

Phillips, D.A. 1980. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:29–49.

Shanmugam, K.T., F. O'Gara, K. Andersen, and R.C. Valentine. 1978. Biological nitrogen fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:263–276.



الفصل التاسع

البروتينات والأحماض النووية

Proteins and Nucleic Acids

صورة إلكترونية دقيقة لجزيء الـ DNA الميتوكندري الدائري (mt DNA) من فول الصويا (Glycine max)

From R.M Synenki, C.S Levings, III, and D.M. Shah. 1978. Plant Physiol. 61:460



أصبح من الواضح خلال العقدين الأخيرين ، أن كيمياء الأحماض النووية مُعبِّر عنها خلال البروتينات أنها تُنَظِم الخصائص الكميوحيوية المعقدة للحياة وديناميكية التطور . وتكمن الأهمية العظمى لتأثير البروتينات فى تلك الحقيقة فى أن العديد منها ذو نشاط وظيفى كالإنزيمات ، والإنزيمات ذات أهمية حيوية لمعدل سرعة التفاعلات الكميوحيوية . على الرغم من حدوث عديد من التفاعلات الكميوحيوية فى غياب الإنزيمات إلا أن هذه التفاعلات تكون بطيئة جداً ، وفى الحقيقة يمكن أن نذهب إلى أبعد من ذلك لنقول إن الإنزيمات والحياة متلازمتان .

للبروتينات وظيفتان هامتان أخريتان ، حيث تعمل كأيون أيدروجين منظم hydrogen ion buffers ، وكمكونات تركيبية للخلايا structure components . وبسبب طبيعة إنتشارها الواسع كمكون وكوظيفة فإن الباحثين قد قاموا بدراستها بتوسع . بالتأكيد أن كثيراً من الخصائص الهامة للبروتينات قد قادت العلماء إلى معلومات هامة عن كيمياء المنظمات الخلوية أى الأحماض النووية .

سنتناول فى هذا الباب الأحماض النووية والبروتينات ، آخذين فى الاعتبار أن ما نفعله هو إلقاء ضوء مركز على تلك المركبات المحتوية على النتروجين ، حيث أنه فى العقد الأخير قد ظهرت كثير من المعلومات عن البروتينات والأحماض النووية ، ونحن نتوقع مجموعة مماثلة من المعلومات الجديدة خلال العقد القادم .

الأحماض الأمينية والأميدات Amino Acids and Amids

يوضح التحليل المائى بواسطة الأحماض لجزىء البروتين أنه يتركب من وحدات صغيرة متكررة هى الأحماض الأمينية Amino Acids . باستثناء حمضين أمينين ثانويين فإن الأحماض الأمينية الموجودة فى البروتين لها تركيب عام هو :

$$R-\underset{NH_2}{\underset{|}{\overset{H}{\overset{|}{C}}}}-COOH$$

يصور هذا البناء الحمض الأمينى الأولى والذى فيه مجموعة الأمين amino group ($-NH_2$) ترتبط مع ذرة الكربون ألفا α-Carbon المجاورة لمجموعة الكربوكسيل (COOH−) والاختلافات الفردية بين الأحماض الأمينية الأولية توجد فى مجموعة R (R. group) والتى قد تختلف كليةً من حمض أمينى لآخر ، مثال ذلك الأحماض الأمينية ، الجليسين Glycine ،

فالين Valine ، ليوسين Leucine لها مجموعة R (R. group) مختلفة تماماً . وتراكيب هذه الأحماض قد وُضحت مع مجموعة R داخل دائرة لكل منها .

$$H-\overset{H}{\underset{NH_2}{C}}-COOH \qquad (CH_3)_2CH-\overset{H}{\underset{NH_2}{C}}-COOH \qquad (CH_3)_2CH-CH_2-\overset{H}{\underset{NH_2}{C}}-COOH$$

glycine valine leucine

الأحماض الأمينية الموجودة فى بروتين النبات كنتيجة للأبحاث المكثفة بواسطة العديد من الباحثين هى الجليسين[1] Glycine والألنين alanine وفالين valine وليوسين leucine و ايزوليوسين isoleucine وسيرين serine وثريونين threonine وفينيل ألانين phenyl alanine وتيروزين tyrosine وتربتوفان tryptophan وسستايين cysteine وميثونين methionine وبرولين proline وهيدروكسى برولين hydroxy proline وحمض الأسبرتك aspartic acid وحمض الجلوتاميك glutamic acid وهستيدين histidine وأرجنين arginine ولسين lysine .

والرموز الخاصة بهذه الأحماض موضحة بجدول (٩ - ١) .

تعتبر البروتينات مُنظم أساسى فى النظم الحية وذلك نتيجة للخواص الكيميائية للأحماض الأمينية الداخلة فى تركيبها (لدراسة ملخص عن رقم الحموضة (pH) والمنظمات buffers أنظر الملحق ب) . بناءاً عن رقم الحموضة للمحاليل فإن وظيفة كل من المجموعتين ألفا أمينو alpha amino والفا كربوكسيل alpha carboxyl الحمض الأمينى ربما تظهر فى واحدة من الصور التالية

$$R-\overset{H}{\underset{NH_3^+}{C}}-COOH \xrightleftharpoons{+H^-} R-\overset{H}{\underset{NH_3^+}{C}}-COO^- \xrightleftharpoons{+OH} R-\overset{H}{\underset{NH_2}{C}}-COO^-$$

(+) (±) Zwitterion (−)

---

(١) يلاحظ أن أسماء الأحماض الأمينية تنتهى بمقطع ine وهو المقطع الأخير من كلمة amine (أى NH_2) فيما عدا القليل من الأحماض الأمينية .

جدول ٩ - ١ : الأحماض الأمينية الموجودة فى بروتينات النبات ورموزها الكيميائية البنائية

أنماط الأحماض الأمينية	الرمز	الاسم
aliphatic	NH_2-CH_2-COOH	glycine
aliphatic	$CH_3-CH(NH_2)-COOH$	alanine
aliphatic	$(CH_3)_2CH-CH(NH_2)-COOH$	valine
aliphatic	$(CH_3)(H_3C)CH-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	leucine
aliphatic	$CH_3-CH_2-CH(CH_3)-CH(NH_2)-COOH$	isoleucine
aliphatic	$CH_2(OH)-CH(NH_2)-COOH$	serine
aliphatic	$CH_3-CH(OH)-CH(NH_2)-COOH$	threonine
aromatic	$C_6H_5-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	phenyl lanine
aromatic	$HO-C_6H_4-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	tyrosine
aromatic	(indole ring, N–H)$-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	tryptophan
S-containing	$HS-CH_2-CH(NH_2)-COOH$	cysteine

تابع جدول ٩ - ١

الاسم	الرمز	أنماط الأحماض الأمينية
methionine	$CH_3—S—CH_2—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	S-containing
proline	(ring) N—H, —COOH	secondary
hydroxyproline	HO— (ring) N—H, —COOH	secondary
aspartic acid	$HOOC—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	acidic
glutamic acid	$HOOC—CH_2—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	acidic
histidine	(ring N, NH) —$CH_2—CH(NH_2)—COOH$	basic
arginine	$H_2N—C(=NH)—NH—CH_2—CH_2—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	basic
lysine	$H_2N—CH_2—CH_2—CH_2—CH_2—CH(NH_2)—COOH$	basic

وكما هو واضح فإن الحمض الأمينى يمكن أن يوجد كزويتريون[١] أى كجزىء يحتوى على كل من الشحنة السالبة والشحنة الموجبة ، وفى هذه الصورة فإن الحمض الأمينى يكون ذا قطبين ويعتبر أمفوتيريك[٢] Amphoteric ، أى أنه يمكن أن يعمل كحامض أو كقاعدة . ورقم الأس الأيدروجينى الذى عندها توجد صورة الزويتريون يعبر عنها

(١) أى أيون ذو شحنتين الموجبة والسالبة .

(٢) قد تعرف عربيا باسم المركبات المشددة .

بنقطة التعادل الكهربى isoelectric point ، أى أن الصورة المتعادلة كهربياً للأحماض الأمينية تكون محصلتها صفر من الشحنتين ولا تتحرك إذا وضعت تحت تأثير الفصل الكهربى electrophoresis. فى محلول شديد القاعدية عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون أنيون وذلك بسبب سيادة NH_2-COO— كمجموعات عمل فعالة . وعلى النقيض فى حالة المحلول العالى الحموضة (pH منخفضة) عن نقطة التعادل الكهربى فإن الحمض الأمينى يكون كالكتيون وذلك بسبب سيادة NH_3^+/COOH– كمجموعات عمل فعالة . نستطيع بسهولة تصور الفعل المنظم الهائل للبروتينات عنده نحسب الأعداد الوفيرة من الأحماض الأمينية .

تمثيل الأحماض الأمينية Amino Acids Synthesis

تعتبر الأحماض الأمينية بصفة عامة المنتجات الابتدائية فى تمثيل النتروجين والملاحظات التى تم الحصول عليها بتتبع تمثيل المغذيات غير العضوية المحتوية على ^{15}N قد أوضحت أنه فى أغلب الحالات أن المستقبل الابتدائى للنتروجين هى الأحماض الفاكيتو الحرة فى السيتوبلازم Free α- Keto acids . هذه الأحماض تكون مشابهة للأحماض الأمينية فيما عدا الأوكسيجين الذى يرتبط بالألفاكربون α- carbon بدلاً من مجموعة الأمين . وسوف نناقش طريقين يمكن بواسطتها أن يندمج النتروجين مع الأحماض الألفاكيتو .

الاختزال الأمينى Reductive Amination

توضح التجارب المستخدم فيها نظائر النتروجين "المُعلمة" أنه خلال المراحل المبكرة من تمثيل النتروجين كان الجلوتاميت من أكثر المركبات "المعلمة" ظهوراً ، ومن هذه الملاحظة استنتج الباحثون أن هناك اتحاد مباشر للأمونيا مع الألفاكيتو جلوتاريت α -ketoglutarate والمقابل لحمض الكيتوجلوتاميت keto acid of glutamate ، والتفاعل عكسى ومحصلته كما يلى :

$$\underset{\alpha\text{-ketoglutarate}}{\begin{array}{l}COOH\\|\\CH_2\\|\\CH_2\\|\\C{=}O\\|\\COOH\end{array}} + NH_3 \rightleftharpoons \underset{\alpha\text{-iminoglutarate}}{\begin{array}{l}COOH\\|\\CH_2\\|\\CH_2\\|\\C{=}NH\\|\\COOH\end{array}} \xrightleftharpoons[\text{glutamic dehydrogenase}]{NADH + H^+} \underset{\text{glutamate}}{\begin{array}{l}COOH\\|\\CH_2\\|\\CH_2\\|\\CH{-}NH_2\\|\\COOH\end{array}} + NAD^+$$

ومن المحتمل أن التفاعل الأول يحدث تلقائياً ، لكن التفاعل الثانى يُحفز بواسطة إنزيم جلوتاميك ديهيدروجينيز glutamic dehydrogenase ويحتاج لوجود نيكوتين أميد أدنين ثنائى النيوكليوتيد المختزل reduced nicotinamide-adenine-dinucleotide ($NADH + H^+$) الأهمية الرئيسية للجلوتاميت فى بناء الأحماض الأمينية الأخرى ، ولأن الجزء الأكبر من الجلوتاميت يتكون بهذه الكيفية بواسطة النبات ، لذلك فإن التفاعل يعتبر بالغ الأهمية بالنسبة للأيض النيتروجينى فى النبات . ويمكن القول بأن المنفذ الرئيسى لنظام التحول الغذائى للنتروجين الغير عضوى ، وأن الانتشار الواسع لإنزيم جلوتاميك دى هيدروجينيز glutamic dehydrogenase فى النبات يؤيد بشدة الاستنتاج السابق . عملية الاختزال الأمينى كوسيلة لبناء أحماض أمينية أخرى غير الجلوتاميت تعتبر ذات أهمية محدودة . وتوجد ملاحظات غير مباشرة على إدخال الأمين المباشر للأوكسال خلات Oxaloacetate والبيروفات Pyruvate لتكوين أسبرتات aspartate وألنين alanine على التوالى . وبذلك يكون لدينا أربع طرق يتم بواسطتها إدخال النتروجين الأمنيومى إلى مركبات عضوية لتكوين أحماض أمينية والتى تتضمن الفيوماريت لتكوين أسبرتات :

$$\alpha\text{-ketoglutarate} + NH_3 \rightleftharpoons \text{glutamate}$$

$$\text{oxaloacetate} + NH_3 \rightleftharpoons \text{aspartate}$$

$$\text{fumarate} + NH_3 \rightleftharpoons \text{aspartate}$$

$$\text{pyruvate} + NH_3 \rightleftharpoons \text{alanine}$$

من هذه الطرق الأربعة ، يظهر أن طريقة إدخال الأمين إلى الألفاكيتوجلوتاريت هى التفاعل الرئيسى السائد فى تمثيل النتروجين بواسطة النبات .

النقل الأمينى Transamination

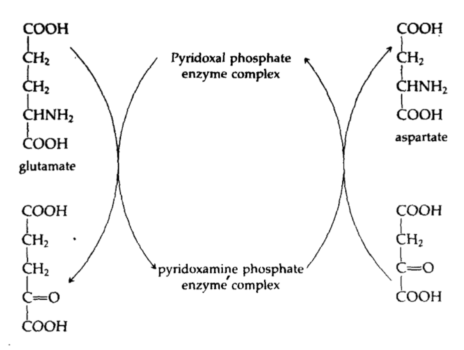
إن أهم تفاعل فى تفاعلات بناء الأحماض الأمينية هو النقل الأمينى ، والذى يتضمن

نقل مجموعة الأمين من حمض أميني إلى مجموعة كربونيل لحمض كيتوني عندما يغذى النبات بـ $^{15}NH_3$ فإن الحمض الأميني جلوتاميك المحتوى على ^{15}N (نيتروجين معلم) يكون بكمية كبيرة بالمقارنة بالأحماض الأمينية الأخرى مما يوحي بأن هذا التفاعل هو المفتاح الرئيسى للجلوتاميت فى هذا التفاعل .

بعد الحصول على النيتروجين الغير عضوى والدخول أساساً خلال العملية الأمينية للألفا كيتوجلوتاريت فإن الجلوتاميت الناتج يكون معداً وميسوراً لتفاعلات النقل الأمينى trans amination مع الأحماض الكيتونية لإنتاج الأحماض الأمينية المقابلة . إن تكون سبعة عشر حمضاً أمينياً مختلفة تأخذ طريقها خلال تفاعلات النقل الأمينى مع الجلوتاميت (13)

والإنزيمات التى تنشط تفاعلات النقل الأمينى تسمى ترانس أمينيزات- Trans aminases بينما إنزيمات النقل الأمينى المتخصصة فيحدد تسميتها مادة التفاعل وناتج التفاعل معاً ، فمثلاً الإنزيم الذى ينشط نقل مجموعة أمين من حمض الجلوتاميك (مادة التفاعل) إلى مجموعة ، الكربونيل لحمض الأكسالوخلات ليتكون الأسبرتات aspartate (ناتج التفاعل) يُسمى جلوتاميك - أسبرتك ترانس أمينيز glutamic- aspartic transaminas بالرغم من أن تفاعلات النقل الأميني الذى يشمل حمض الجلوتاميك هو الأكثر شيوعاً فى النبات إلا أن تفاعلات نقل أمين أخرى قد وُجدت . على سبيل المثال وجد الباحثون تفاعلات نقل الأمين فى النباتات الراقية تشمل حمضى الأسبرتك والألانين . إلا أن الجزء الأعظم من تفاعلات نقل الأمين . تشمل الفاكيتوجلوتاريت أو الجلوتاميت كمكونات أساسية (9) .

توصل الباحثون إلى أن تفاعلات النقل الأمينى تتضمن إشتراك فسفات البيريدوكسال pyridoxal phosphate أو فسفات البيريدوكس أمين pyridoxamine phosphate كمرافق إنزيمى . يظهر أن فسفات البيريدوكسال يرتبط بإحكام مع الإنزيم وتكتسب مجموعة أمين من الحمض الأمينى ليتكون فسفات بيريدوكس أمين pyridoxamin phosphate وبالتالى تطلق الحمض الكيتونى المقابل ، ثم يمرر فسفات البيريدوكس أمين pyridoxamin phosphate مجموعة الأمين إلى حمض كيتونى آخر ليتكون حمض أمينى جديد وينفرد فسفات البيرودكسال. ولا بد أن يسير التفاعل كالآتى :



قبل أن نترك مناقشتنا لبناء الأحماض الأمينية يجب ذكر الأميدات (الأسبراجين Asparagin والجلوتامين glutamine) ، وهذه المركبات توجد بكمية عالية فى عديد من النباتات ويظهر أنها تقوم بوظيفة نقل وتخزين النتروجين . ولبناء الجلوتامين glutamine فإن مجموعة هيدروكسيل لإحدى مجموعات الكربوكسيل لحمض الجلوتاميك تُستبدل بمجموعة أمين (NH_2) . والإنزيم الذى ينشط هذا التفاعل هو جلوتامين سينثيتيز glutamine synthetase والذى ينشط بـ (Mg^{2+}) كعامل معدنى مرافق (metal Cofactor) بالإضافة إلى ATP الذى يلزم حسب التفاعل التالى :

$$\underset{\text{glutamate}}{HOOC-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH} + ATP + NH_3 \xrightarrow[Mg^{2+}]{\text{glutamine synthetase}} \underset{\text{glutamine}}{H_2N-CO-CH_2-CH_2-CHNH_2-COOH} + ADP + P_i$$

يُعتقد أن بناء الأسباراجين من الأسبرتات يتم بنفس الطريقة ويحتاج إلى منشط معدنى metal activator و ATP . إلا أن إنزيم أسبراجين سينثيتيز Asparagine synthetase والذى لابد أن ينشط هذا التفاعل ، لم يتم عزله من الأنسجة النباتية حتى الآن .

البروتينات Proteins

تتكون البروتينات من وحدات متكررة من الأحماض الأمينية ترتبط مع بعضها

بواسطة روابط تجمع مجموعة كربوكسيل لحمض أمينى مع مجموعة أمين لحمض أمينى آخر . هذا النموذج من الروابط والذى يتكرر عدة مرات فى جزىء البروتين يُسمى « بالرابطة الببتيدية » (peptide bond) . كل مساحة مظللة فى الشكل التالى تضم أربع ذرات لرابطة ببتيدية :

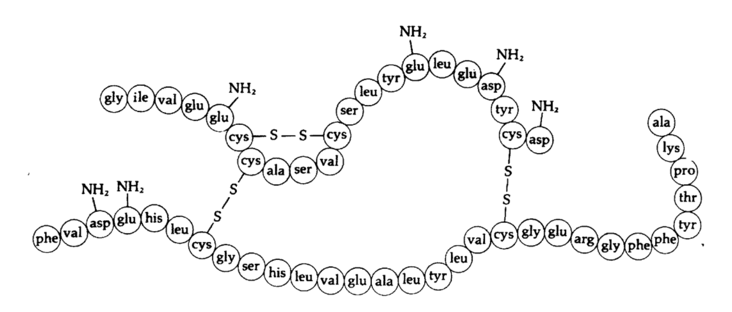
المركب المتكون من حمضين أمينيين مرتبطين معاً بواسطة رابطتين ببتيديتين يسمى ثنائى الببتيد "dipeptide" ، والمتكون من ثلاثة أحماض أمينية يسمى ثلاثى الببتيد "tripeptide" .. وهكذا . وعندما يرتبط عدد كبير من الأحماض الأمينية معاً بهذا الطراز فإن المركب الناتج يسمى « عديد الببتيد » polypeptide . وعندما نتأمل جزىء بروتين ربما يكون متكوناً من عشرين حمض أمينى مختلف ، كل واحد منها ربما يوجد متكرراً عدة مرات وتتابع مختلف ، فيمكننا أن نحصل على فكرة عن مدى تعقيد وعن مدى حجم جزىء البروتين . وربما يتراوح حجم البروتينات إبتداءاً من الوزن الجزيئى للأنسولين[1] insulin الذى يكون ٦٠٠٠ إلى الوزن الجزيئى لعدة ملايين .

تركيب البروتين Protein structure

التركيب الأولى Primary structure : الخصائص الحيوية لجزىء البروتين لها ارتباط بتركيبه . والرابطة الببتيدية وتتابع الأحماض الأمينية المحددة تعطى البروتين بناءه الأولى . وبما أن العديد من البروتينات تحتوى على أكثر من سلسلة من عديدات الببتيد polypeptide chain فإن التوصيل بينها بروابط غير ببتيدية معينة ضرورية لجزء البروتين والرابطة ثنائية الكبريتيد (—S—S—) بين جزيئى السستايين cysteine مهمة فى هذا الخصوص . يوضح شكل ٩ – ١ صورة التركيب البنائى الأولى للبروتين الحيوانى « الصغير » ألا وهو أنسولين البقر .

---

(١) الأنسولين هو ذلك الهرمون البروتينى الذى يدخل فى تمثيل الكربوهيدرات ويسبب غيابه فى الإنسان ظهور مرض السكر والمعروف علمياً باسم hyperglycemia (diabetes)



شكل ٩ - ١ : تركيب وتتابع الأحماض الأمينية فى أنسولين البقر .

تدل ملاحظات العديد من الباحثين أن الروابط الببتيدية وثنائية الكبريتيد ليست هى فقط الروابط التى يتضمنها بناء البروتين . على سبيل المثال ، تحلل عديد من البروتينات ربما يحدث تحت الظروف المعتدلة والتى لا تؤثر على الروابط الببتيدية أو ثنائية الكبريتيد .

التركيب الثانوى Secondary Structure : تظهر سلاسل عديدات الببتيد ثلاث طرز رئيسية للترتيب أو التنظيم هى : (١) اللولبى (الحلزونى أو القوقعى – helical) (٢) الصفيحة المطوية pleated sheet (٣) العشوائى random هذه الالتفافات الخاصة أو الترتيب الحلزونى لسلسلة عديدات الببتيد تكون تركيبها الثانوى .

الشكل اللولبى من النوع « ألفا حلزون » (ألفا هيليكسى) "α-helix" والأكثر شيوعاً فى النظام اللولبى helical arrangement يحتفظ بشكله بواسطة التجمع المتسع للروابط الهيدروجينية من خلال السلسلة . والروابط الهيدروجينية تكون غير تساهمية noncovalent والتى تحدث نتيجة مشاركة ذرة إيدروجين بالإلكترونات مع ذرتى أوكسيجين . سلسلة عديدات الببتيد تكون أنواع أخرى من الحلزونات القوقعية ليست بالثابتة ولا هى عامة فى البروتينات كما هو الحال فى ألفا حلزون α-helix .

الصفائح المطوية pleated sheet : هذا التنظيم يتكون عندما تترتب أجزاء من سلسلة عديدات الببتيد جنباً إلى جنب ، وترتبط بروابط هيدروجينية لتنتج سلسلة ببتيدية ذات مظهر زجزاجى متعرج للسلسلة الفقارية الببتدية "peptide backbone" . هذا التنظيم من

طراز الصفائح المطوية فى العادة يأخذ مظهر سلاسل جارية فى اتجاهات عكسية وغير متوازية anti parallel أو على شكل عروة معقودة (lopped) بطريقة بحيث أن الأجزاء الكبرى من السلسلة تسير متوازية (parallel pleated sheets أى الصفائح المطوية المتوازية) .

بالنسبة لما يسمى بالترتيب العشوائى random arrangement فإن التركيب الثانوى لعديدات الببتيد قد لا يبدى نظاماً هندسياً منتظماً ، ويرجع هذا الافتقار للتنظيم الهندسى عند السطح حيث من المرجح أنه ينتج من انطواء الاحماض الأمينية للسلاسل الجانبية أكثر من انطواء أو انثناء السلسلة الفقارية الببتيدية ، هذا بالإضافة إلى وجود الروابط الهيدروجينية ، وروابط الملح وقوى فان درفالز التى تساعد على الاحتفاظ بالبناء الحلزونى .

التركيب الثالث للبروتين tertiary structure : مع الانطواء التام أو افتراض للشكل النهائى للسلسلة فإن التركيب الثانوى يأخذ الشكل النهائى والخاص به . هذه الانطواءات أو الانثناءات الإضافية للتركيبات الثانوية المتنوعة والقطع العشوائية يعبر عنها بالتركيب الثالث للبروتين tertiary structure protein والبناء الابتدائى للتركيب الثالث للبروتين يتم أساساً بالروابط الهيدروجينية . روابط الملح وقوى فان درفالز van der Waals أيضاً تشارك فى ذلك والتركيب الثالث للبروتين يتضمن تفاعلات مجموعات R-groups R مغايراً فى ذلك للتركيب الثانوى . التركيب الثانوى والثالث لجزىء البروتين يبدى تآلف مشترك مع الوظيفة الحيوية للجزىء فى الحقيقة فى كثير من الحالات عندما يهدم البناء الثانوى أو الثالث للبروتين فإن بعض الوظائف المتخصصة مثل (نشاط الإنزيم) تفقد وغير قابل للانعكاس irreversible lost هذا الفقد فى النشاط ممكن أن يحدث عندما يتعرض البروتين لدرجة حرارة عالية نسبياً – أو تغير رقم الحموضة (pH) أو يتعرض للأشعة فوق البنفسجية وهكذا . كل هذه الظروف تسبب « هدم طبيعة البروتين » "denaturation" . فقد كثير من خواص جزء البروتين مثل الزوبانية solubility والنشاط المتخصص specific activity والقابلية للتبلور crystallizability تتبع هدم طبيعة البروتين . وفى كثير من الحالات هذه الخواص لا يمكن أن تعود للظروف الطبيعية مرة أخرى .

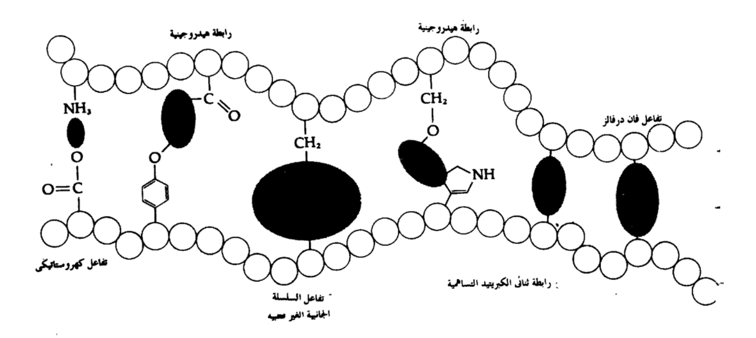
التركيب الرابع Quaternary structure

التركيب الرابع لجزىء البروتين ينتج باشتراك سلسلتين أو أكثر من سلاسل عديدات

الببتيدات والشكل النهائى والثلاثى الأبعاد لسلاسل عديدات الببتيدات المتجمعة (كل منها يعرف بتحت وحدة) تتجمع فى جزىء متكامل مكونة التركيب الرابع للبروتين . والروابط الهيدروجينية تشترك ثانية لتثبيت تحت الوحدات معاً ولتدعيم التركيب الرابع . ومع ذلك فهناك أنواع أخرى تتداخل وتمسك التركيب الرابع مع بعضها وهى باشتراك المجاميع الكارهة للماء (hydrophobic groups) التى ترتبط وتطرد الماء . كثير من البروتينات التى تتكون من عديد من تحت الوحدات تبدو كأنها بنيت وارتبطت مع بعضها بواسطة السلاسل الجانبية الكارهة للماء hydrophobic side chains للتحت وحدات . والشكل (٩ - ٢) يوضع الأنواع المختلفة للروابط والتى يمكن أن تحدث فى جزىء البروتين .

تقسيم البروتين Protein Classification

نظراً لوجود تشابه فى التركيب العام لكثير من البروتينات المختلفة فإنه أمكن بسهولة فصلهم عن المركبات النتروجينية الأخرى فى مجموعة عامة وتختص بالبروتين فقط . ومع ذلك فإنه من الصعب عمل تقسيم بين البروتينات وبعضها نتيجة هذا التشابه . حقيقة أن



شكل ٩ - ٢ : بعض الروابط الموجودة فى جزيئات البروتين : تفاعل كهروستاتيكى ، رابطة هيدروجية بين ، بواق التيروسين ومجاميع الكربوكسيلات على السلاسل الجانبية - تفاعل السلاسل الجانبية الغير قطبية الناتجة من التنافر المتبادل للمذيبات وتفاعلات . فان در فالز

التقسيم الحالى غير مرضى فى الوقت الحاضر والتقسيم المعتمد على الصفات التركيبية المتخصصة غير ممكن بالتالى وذلك بسبب معلوماتنا الضئيلة للتركيب الثانوى والثالث للبروتينات ، بالتالى محاولة تقسيم البروتينات والذى يعتمد جزئياً على الخواص الذوبانية وجزئياً تبعاً للاختلافات الكيماوية والفيزيقية المعروفة هو المعروف حالياً .

البروتينات البسيطة Simple Proteins

البروتينات البسيطة هى مركبات عند تحليلها مائياً تعطى أحماض أمينية فقط . وتقسيم البروتينات البسيطة يعتمد أولاً على خواص الزوبانية . ويمكن تقسيم البروتينات البسيطة إلى ستة مجاميع رئيسية هى : الألبيومينات albumins الجلوبيولينات globulins والجلوتيلينات glutelins والبرولامينات Prolamines والهستونات histones والبروتامينات Protamines

(١) الألبيومينات Albumins الألبيومينات تذوب فى الماء ومحاليل الأملاح المخففة يمكن أن تتجلط (Coagulated) بتعريضها للحرارة . يعتبر بيتا أميليز الشعير (B - amylase of barley) مثلاً جيداً للألبيومين

(٢) الجلوبيولينات Globulins : الجلوبيولينات لا تذوب أو تذوب بدرجة قليلة فى الماء ، وتذوب فى محاليل الأملاح المخففة . والجلوبيولينات تتجلط أيضاً إذا تعرضت للحرارة . والعديد من الأمثلة على الجلوبيولينات توجد فى البروتينات المخزنة فى البذور .

(٣) الجلوتيلينات Glutelins : لا تذوب فى المحاليل المتعادلة ولكنها تذوب فى محاليل الأحماض والقواعد الضعيفة . توجد هذه البروتينات بصفة أساسية فى حبوب النجيليات . والجلوتينين Glutenin فى القمح هو مثال للجلوتيلين ، أما المثال الآخر فهو الأوريزينين oryzenin فى الأرز rice .

(٤) البرولامينات Prolamines : لا تذوب فى الماء ولكن تذوب فى الإيثانول بتركيز ٧٠ - ٨٠٪ ولا تذوب فى الإيثانول المطلق (١٠٠٪ كحول) . التحليل المائى لهذه البروتينات تنتج كمية كبيرة نسبياً من البرولين proline والأمونيا - لذلك اشتق اصطلاح برولامين . وأمثلة البرولامينات النباتية هى الزين Zein للذرة والجليادين gliadin للقمح والشيلم[١] والهوردين hordein للشعير .

---

(١) قد يعرف هذا النبات عربياً باسم جَاوْدَار أو الجُوَيْدَار وإسمه الانجليزى rye واسمه العلمى (secale cereale)

(٥) الهستونات Histones : الهستونات غنية بالأحماض الأمينية القاعدية مثل الأرجنين والليسين وتذوب فى الماء وتوجد فى نواة الخلية وقد تكون مرتبطة بالأحماض النووية .

(٦) البروتامينات Protamins : تشبه الهستونات فى كونها غنية بالأحماض الأمينية القاعدية وتذوب فى الماء . وتشبه الهستونات أيضاً حيث توجد فى الأنوية وربما تكون مرتبطة مع الأحماض النووية . والأحماض الأمينية مثل التيروسين والتربتوفان لا توجد فى هذه البروتينات . كذلك لا تحتوى البروتامينات على الكبريت .

البروتينات المرتبطة Conjugated proteins : البروتينات المرتبطة عبارة عن بروتينات توجد مرتبطة مع مكونات غير بروتينية تلك المكونات التى ربما يطلق عليها مجاميع مرافقة (أو مجاميع فعالة) prosthetic groups . ويمكن تقسيم البروتينات المرتبطة إلى خمسة مجاميع رئيسية هى : **البروتينات النووية** nucleoproteins ، **والبروتينات السكرية** glycoproteins ، **والبروتينات الدهنية** lipoproteins ، **والبروتينات الملونة** chromoproteins ، **والبروتينات المعدنية** metalloproteins . **ومن الاصطلاحات المستخدمة لوصف المجموعات المختلفة يمكننا ملاحظة أن البروتينات المرتبطة تسمى بالنسبة إلى مجموعاتها المرتبطة المتباينة .**

١ – البروتينات النووية Nucleoproteins : بالتحليل المائى لهذه المركبات ينتج البروتين البسيط بالإضافة إلى الحمض النووى .

٢ – البروتينات السكرية Glycoproteins : كما يدل اسمها فإنها عبارة عن بروتينات محتوية على كمية صغيرة من الكربوهيدرات كمجموعات مرتبطة . بعض بروتينات الغشاء الخلوى ربما تكون بروتينات سكرية .

٣ – البروتينات الدهنية Lipoproteins : لا تذوب البروتينات الدهنية بوجه عام فى الماء ، وتعتبر المكون العام للأغشية .

٤ – البروتينات الملونة Chromoproteins : تحتوى البروتينات الملونة على مجموعات متباينة من المركبات . وهى تتضمن الفلافوبروتينات[١] flavoproteins ، والبيلى بروتينات[٢] biliproteins (الفيكوبيلينات[٣] phycobilins ، والفيتوكروم[٤]

---

(١) كلمة flov كلمة لاتينية تعنى الأصفر (٢) bili كلمة لاتينية تعنى الأصفر أيضاً . (٣) phyco بادئة لاتينية تعنى طحلبى ، (٤) phyto بادئة تعنى نباتى .

phytochrome) والبروتينات الكاروتينية carotenoid proteins ، والبروتينات الكلوروفيلية chlorophyll proteins ، والهيموجلوبينات[٥] hemoglobins . وخصائصها العامة أنها تحتوى على مجموعات مرتبطة عبارة عن صبغات .

٥ – **البروتينات المعدنية Metalloproteins** :معظم الإنزيمات تتبع هذا القسم حيث تحتاج الإنزيمات إلى معدن كمنشط . وسوف نناقش ذلك عندما نتناول إنزيمات التنفس .

الأحماض النووية Nucleic Acids

قبل مناقشة موضوع بناء البروتين ، يجب أن نتعرف على الأحماض النووية : « حمض الريبونيوكليك » (RNA) وحمض الديزوكسى ريبونيوكليك (DNA) . والأحماض النووية عبارة عن بوليمرات جزيئات عملاقة large polymeric molecules ، وتتكون من وحدات متكررة تعرف بالنيكليوتيدات (Nucleotids) وتلك تتكون بدورها من ثلاث مكونات هى قاعدة البيورين purine أو البريميدين pyrimidine وسكر خماسى pentose أو سكر ديزوكسى بنتوز و« حمض الفوسفوريك وتتحد النيكليوتيدات Nucleotids مع بعضها بواسطة روابط « السكر – الفوسفات » – "sugar phosphate" (انظر شكل ٩ – ٣)

ويتحدد تقسيم الأحماض النووية RNA, DNA إلى مجموعتين كبيرتين طبقاً لنوع السكر الموجود حيث يحتوى RNA على سكر ريبوز ribose بينما يحتوى DNA على سكر ديزوكسى ريبوز deoxyribose ومن نوعى السكر إستُمِدَ الاسم لكل منهما والاختلاف بين نوعى السكر يرجع إلى ذرة الكربون الثانية كالتالى :

D-ribose

2-deoxy-D-ribose

---

(٥) صبغات الدم الحاملة للأوكسيجين تتكون من أربع سلاسل مختلفة من الجلوبين كل واحدة منها تتكون من عدة مئات من الأحماض الأمينية .

$$—O—\overset{O}{\overset{\|}{P}}(OH)—O—sugar(base)—O—\overset{O}{\overset{\|}{P}}(OH)—O—sugar(base)—O—\overset{O}{\overset{\|}{P}}(OH)—O—sugar(base)—O—\overset{O}{\overset{\|}{P}}(OH)—O—$$

روابط سكر فسفات

نيوكليوتيدات البيورين
حمض الأدينلك

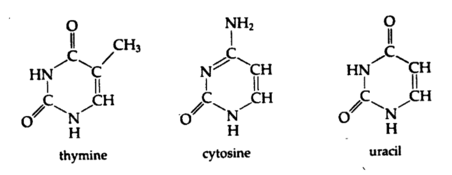
نيوكليتيد البيريميدين
حمض السيتيدلك

شكل ٩ - ٣ : تتابع جزىء DNA يوضح الروابط - السكر - الفوسفات ، نيوكليوتيد البيورين ، حمض الأدينيلك ونيكليوتيد البريميدين وحمض السيتيدلك

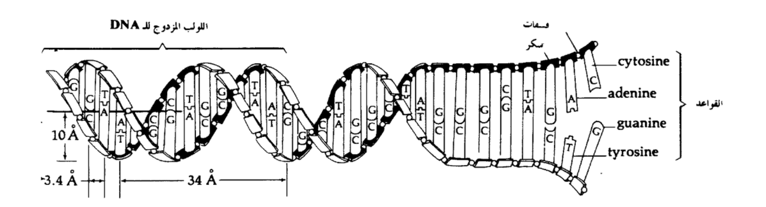
وقد بينت كثير من الأبحاث أن الأحماض النووية DNA وRNA تختلف فيما بينها أيضاً فى القاعدة النتروجينية ، حيث يوجد نوعان من القواعد هما البيورينات Purines البيريميدينات Pyrimidines وتتضمن البيورينات عادة الادنين Adenine والجوانين guanine بينما تتضمن البيريميدينات pyrimidines كلاً من الثيمين thymine والسيتوزين cytosine واليوراسيل uracil وتوجد قاعدة الثيامين البيريميدينية فى الـ DNA فقط بينما توجد قاعدة اليوراسيل البيريميدينية مرتبطة بجزىء RNA . ويظهر الاختلاف التركيبى للقواعد النتروجينية الموجودة فى الأحماض النووية كالآتى :

adenine

guanine



ويوجد الحمض النووى DNA فى الكروموزومات Chromosomes والبلاستيدات Plastids والميتوكوندريا mitochondria بينما يوجد RNA فى الكروموزومات والنويات mucleoli والسيتوبلازم cytoplasm (Transfer RNA) وكذلك فى الريبوزومات (الـ RNA الريبوزومى والرسولى) (Ribosomal and messenger RNA) والبلاستيدات والميتوكوندريا والوظائف الحيوية للـ DNA و RNA هى نقل الصفات الوراثية والبناء الحيوى للبروتينات ويرتبط DNA أساساً بنقل المعلومات الوراثية بينما يرتبط RNA مباشرة ببناء البروتين ولقد تم دراسة تركيب الجزيئات وكذلك تتابع النيوكليوتيدات فى الأحماض النووية ، ولقد أشارت الدراسات المتجمعة عن استخدام أشعة إكس X-ray أن جزىء DNA ذو تركيب حلزونى (لولبى) مزدوج يتكون من سلسلتين ملتويتين ومتكاملتين كما فى



شكل ٩ – ٤ : رسم تخطيطى ونموذج فراغى للتركيب اللولبى المزدوج للـ DNA. Å = أنجستروم

Reprinted by permission of the publisher and Professor M.H.F. Wilkins, The University of London King's College,

from M. Feughelman et al., Molecular structure of DNA and nucleoprotein, Nature *175:834–838.*

شكل (٩ - ٤) (12) وترتبط هاتان السلسلتان معاً بواسطة روابط هيدروجينية بين أزواج القواعد النيتروجينية وقد أظهرت التحليلات الكيميائية لجزىء DNA أن النسبة بين كل منAdenine, thymine وبين كل من cytosine, guanine هى ١ : ١ مما يرجح أن قاعدة الارتباط بين السلاسل تحدث بين قاعدة بيورين مع قاعدة بيريميدين وليست بين قاعدة بيورين مع بيورين أو بيريميدين مع بيريميدين ، ومع ذلك فإن النسبة بين الأدينين adenine والثيمين thymine من جهة والجوانين guanine - السيتوزين cytosine من جهة أخرى تختلف من جزىء حمض نووى DNA لآخر . وجزىء DNA جزىء متضاعف ذاتياً self-replicating molecule فتحت الظروف المناسبة ومع توفر الإنزيمات اللازمة فإن السلسلتين المكونتين للحمض تنفصلان عن اللولب المزدوج وقد تنفصل القاعدة عن تآلفها لتكون كل سلسلة نسخة ثانية منها ويضاعف كل منهما الآخر .

والحمض النووى RNA ذات بناء حلزونى مكون من شريط واحد single strand ومؤلف من تتابع نيوكليوتيدات ويشبه إلى حد كبير نفس النمط فى الحمض النووى DNA ، مع استبدال قاعدة الثيمين thymine بقاعدة يوراسيل uracil فى جزىء RNA . ومع ذلك فإنه كما تزدوج قاعدة الأدينين مع الثيمين فى حالة DNA فإن قاعدة الأدنين تزدوج مع اليوراسيل فى RNA ومن الثابت أن الحمض النووى RNA له ثلاثة طرز تختلف فى الحجم والوظيفة وأكبرها يوجد فى الريبوزومات ويعرف عامة بالحمض النووى RNA الريبوزومى (r. RNA) والحمض النووى الرسول (m. RNA) أصغر حجماً ولكنه لا يزال بحجم ملموس ، وفى الصورة الإلكترونية الدقيقة يمكن تمييز (m. RNA) كجزيئات ليفية طويلة تلتصق بالعديد من الريبوزومات وهذا المركب ككل يسمى البوليزوم polysome أو البولى ريبوزوم polyribosome ، وأخيراً هناك الجزيئات الصغيرة من الحمض النووى RNA والتى تسمى RNA الناقل transfer RNA (tRNA) والتى تشترك فى بناء البروتين .

عملية النسخ Transcription

يقوم DNA بتوجيه بناء RNA حيث يعمل أساساً كوسادة template (كإستمبة stamp) . فى هذه العملية ينفك الـ DNA ، وينفصل شريطاه بين القواعد وبذلك تصبح سلاسل DNA مفردة وعند هذه النقطة يتكون كل شريط (سلسلة) من نيوكليتيدات متكررة . وتأتى النيوكليوتيدات المكملة والمحتوية على ديزوكس ريبوز والتى تأتى من مخزون الخلية الاحتياطى لترتبط مع إحدى هذه السلاسل المفتوحة للـ

DNA لتكون أزواج القواعد وينتج جزىء DNA . إلا أنه إذا تجمعت polymerized قواعد الريبوزوم النيوكليتيدية إلى شريط DNA (تحفز بواسطة RNA بولى ميريز RNA polymerase) على الوسادة template ، فإن جزىء RNA يتكون والذى فيه تتابع النيوكليتيدات لتكون متممة لوسادة شريط الـ DNA ، وبالتالى فإن RNA يتكون من تتابع طرز قواعد الـ DNA ، قد تسمى تلك العملية فى بعض الأحيان تمثيل (تكوين) الـ RNA المعتمد على الـ DNA (DNA-dependent RNA synthesis) . وفوق ذلك فإن DNA يقال عنه أنه ينسخ السلسلة المتممة للـ RNA . وبالتالى تُسمى هذه العملية بالنسخ tran-cription ، وبمجرد بناء وتكوين جزىء RNA . الرسول (m RNA) فإنه يمكن أن يترك النواة من خلال ثقوب غشاء النواة وربما يرتبط بالريبوزومات فى السيتوبلازم .

على الرغم من عدم توفر المعلومات عن بناء (r RNA) الريبوزومى إلا أنه يتكون فى النويات (nucleolus) قبل انطلاقه إلى السيتوبلازم . تفاصيل بناء RNA الناقل (tRNA) ما زالت غير معروفة .

يعتبر تتابع القواعد فى جزيئات RNA الرسول (mRNA) ذات أهمية حيث أنها تتحكم فى عملية بناء البروتينات . وتتكون البروتينات النباتية من ٢٠ حمض أمينى مختلف على الأقل.إذا ما حسبنا لكل قاعدة (بالطبع عددها أربعة) حمض أمينى واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف تكون أربعة أحماض أمينية فقط (وهو رقم أقل بكثير من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) ، وعندما نحسب لكل قاعدتين ($٤^٢$ = ١٦ بالتباديل والتوافيق) لحمض أمينى واحد فإن عدد الأحماض الأمينية المختلفة سوف يكون ستة عشر حمض أمينى فقط (وهذا الرقم بالطبع أقل من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية) وإذا كانت الشفرة ثلاثية ($٤^٣$ = ٦٤) لكل حمض أمينى فإن عدد التباديل والتوافيق المحتملة سوف يكون ٦٤ وهذا الرقم أكبر من عدد الأحماض الأمينية البروتين نباتية (٢٠/٦٤) . المجموعات الثلاثية لترتيب القواعد المتتابعة على جزىء mRNA تسمى الشفرات codons وكل شفرة تمثل حمض أمينى معين . على سبيل المثال التتابع الثلاثى (u u u) (ثلاث من اليوراسيل النيوكليوتيدية) تمثل وسادة (أو قالب) template لجزىء الحمض الأمينى فينيل ألانين phenylalanine ، ويوضح جدول ٩ – ٢ الأربع والستين شفرة المحتملة والأحماض الأمينية الخاصة بكل ، ويلاحظ أن هناك ثلاث شفرات . وهى : UGA, UAA, UAG لا تمثل شفرة لأى حمض أمينى وهى تسمى

جدول ٩ – ٢ : تعين (تحديد) أنواع الأحماض إلى ٦١ من ٦٤ شفرة محتملة . وتظل ثلاث شفرات تسمى الشفرات الفارغة أو الثلاثيات حيث إنها لا تمثل شفرة لأى حمض أمينى .

الحرف الأول	الحرف الثانى: U		C		A		G		الحرف الثالث
U	UUU	phenylalanine	UCU	serine	UAU	tyrosine	UGU	cysteine	U
	UUC		UCC		UAC		UGC		C
	UUA	leucine	UCA		UAA		UGA		A
	UUG		UCG		UAG		UGG	tryptophan	G
C	CUU	leucine	CCU	proline	CAU	histidine	CGU	arginine	U
	CUC		CCC		CAC		CGC		C
	CUA		CCA		CAA	glutamine	CGA		A
	CUG		CCG		CAG		CGG		G
A	AUU	isoleucine	ACU	threonine	AAU	asparagine	AGU	serine	U
	AUC		ACC		AAC		AGC		C
	AUA		ACA		AAA	lysine	AGA	arginine	A
	AUG	methionine	ACG		AAG		AGG		G
G	GUU	valine	GCU	alanine	GAU	aspartic acid	GGU	glycine	U
	GUC		GCC		GAC		GGC		C
	GUA		GCA		GAA	glutamic acid	GGA		A
	GUG		GCG		GAG		GGG		G

« الثلاثيات الفارغة » ''nonsense triplets'' ، ووظيفتها فى تمثيل البروتين ربما لتمييز نهايات بروتين وبداية بروتين آخر . وسوف نشرح أهمية الشفرة الثلاثية فيما بعد .

الترجمة (بناء البروتين)Translation (Protein synthesis)

تنشيط الأحماض الأمينية Activation of amino acids :

يعتبر تنشيط الأحماض الأمينية الخطوة الأولى فى بناء البروتين . وتتألف من انتخاب الأحماض الأمينية الخاصة من بحيرة السيتوبلازم بواسطة إنزيمات عالية التخصص حيث يوجد لكل حمض أمينى إنزيم منشط متخصص على الأقل .وفى وجود الـ ATP فإن الإنزيم المنشط ينشط تكوين مركب الإنزيم المرتبط مع الحمض الأمينى إدينيلات الغنى بالطاقة enzyme - bound amino acid adenylate (E- AA- AMP) وتنطلق البيروفوسفات :

```
  O     O
  |     |
O—P—O—P—O
  |     |
  O     O
```

معقد الحمض الأمينى على الحمض النووى RNA الناقل

Amino acid-tRNA complex

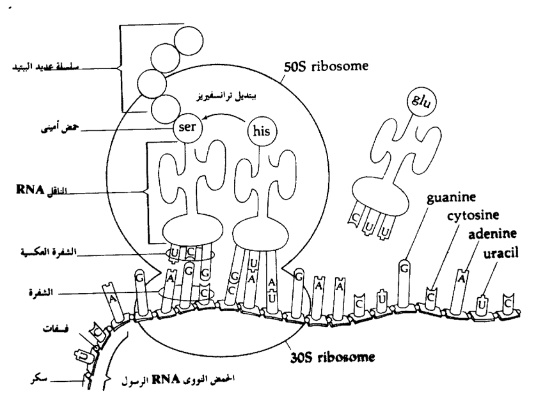
يتبع تنشيط الحمض الأمينى اتصاله بالحمض النووى الناقل tRNA والذى يتميز بجزيئاته الصغيرة نسبياً والمحتوية على ٧٠ إلى ١٠٠ نيوكليوتيد (Nucleotids) وكل جزىء حمض نووى ناقل متخصص فى نقل حمض أمينى (2,10) مما يجعلنا نفترض أن انتقال الأحماض الأمينية من المعقد الإنزيمى النشط إلى الحمض النووى الناقل (tRNA) تكون عملية تجميع وليست عملية تنافس ، وتكون نقطة الاتصال بين tRNA والحمض الأمينى النشط فى ذرة الكربون الثانية أو الثالثة للسكر الريبوزى لطرف حمض الأدينيليك terminal adenylic acid .

تكوين عديد الببتيد Polypeptide formation :

عند تكون الحمض النووى الرسول (m-RNA) وارتباطه بالريبوزومات فى السيتوبلازم يتكون البوليزومات Polysomes . وتتصل الأحماض الأمينية بالبوليزومات Polysomes بواسطة (tRNA) ويكون اتصال الحمض الأمينى بإحدى نهايات جزىء (tRNA) وفى النهاية الأخرى لجزىء tRNA تكون القواعد الثلاثية أو عكس الشفرة (Anti codon) (قد تسمى الشفرة المضادة) والتى تكمل شفرة الرسول (messenger codon) لهذا الحمض الأمينى . وعلى سبيل المثال فإن الشفرة الرسول U U G يقابلها عكس شفرة Anticodon فى tRNA هو AAC وهى خاصة بالحمض الأمينى ليوسين leucine حيث ترتبط الشفرة والشفرة المضادة بسرعة فى المكان بواسطة الجذب كما يحدث فى أنشطة الأحماض النووية الأخرى مثل تضاعف DNA ونسخ mRNA . وعندما تستقر الشفرات المضادة لعدد من جزيئات الحمض النووى الناقل tRNA فإن الأحماض الأمينية تترتب على النهايات المقابلة بنظام تتابع تكوين عديد الببتيد polypeptide ، ويعتقد أن الريبوزوم يتحرك على طول جزىء mRNA من نهاية طرف إلى آخر لربط الأحماض الأمينية بروابط ببتيدية بمساعدة الإنزيمات المتخصصة والمساعدة (أنظر شكل

٩ - ٥) لذلك فإن دور الـ tRNA يبدو أنه نقل وتوصيل الأحماض الأمينية إلى معقد RNA الرسول - مع الريبوزوم (التي تعرف بالبوليزوم) وتضعهم فى مكان طبقاً للتلقين الشفرى للـ RNA . هذا الترتيب يُثَبِّت بالتالى بالـ DNA والذى ينسخه . والارتباط الحقيقى للأحماض الأمينية يكون تحت سيطرة إنزيمات بناء البروتين Protein-synthesizing enzymes

الميكانيكية السابقة لم تأخذ فى الاعتبار التفاعل بين الأحماض الأمينية والشفرات المقابلة على السطح الريبوزومى . وقد اقترح أخيراً هندرى Hendry ومعاونيه عدة تفسيرات فأوضح هندرى ويذام Witham & Hendry (7) عند عملهم على نموذج CPK (space-filling models) أنه من الناحية الكيميائية من المحتمل أن تتفاعل الأحماض الأمينية المتخصصة مع القاعدتين الأُوَل للشفرات الوراثية المقابلة ، كما أوضح الباحثان أنه يمكن التعرف على مجموعة R (R group) للأحماض الأمينية بواسطة القاعدتين الأُوَل للشفرات المتخصصة . حيث أن الأحماض الأمينية تلعب دوراً كبيراً فى بناء البروتين من خلال خصائصها الكيميائية . وقد يكون ذلك أكثر دقة مما يذكر عن دور جزيئات tRNA فى نقل الأحماض الأمينية ووصفها لبناء الببتيدات .



شكل ٩ - ٥ : تكوين عديد الببتيد . يتحرك الريبوزوم من نهاية جزىء mRNA إلى آخره عندما تكون الأحماض الأمينية من السيتوبلازم الرابطة الببتيدية بمساعدة التفاعلات الإنزيمية .

تحلل البروتين Protein Degradation

الأيض البروتينى فى النبات يكون فى حالة فيض مستمر بين البناء والتفكك . فقد وجد الباحثون الإنزيمات المحللة للبروتين proteolytic enzymes مثل البروتيز protease والببتديز peptidase فى الأعضاء النباتية المختلفة . وجودها يرجح أن نشاط هذه الإنزيمات ربما جزئياً يتحكم فى تحلل البروتين .

درس الباحثون تحلل البروتين بصفة أساسية فى إنبات البذور والأوراق المفصولة . خلال الإنبات ، يحدث تحلل أو تفكك كبير للبروتين المخزن فى الفلقات أو المخزن فى الأندوسبرم ، ويكون ذلك متوازياً مع البناء السريع للبروتين فى الجنين . كما وجد الباحثون أيضاً تراكم للأحماض الأمينية والأميدات فى الجنين . يبدو أن العوامل الفسيولوجية التى تؤدى للإنبات تكمن فى حركة تحلل البروتين المخزن وهجرة نواتج هذا التحلل (الأحماض الأمينية) إلى الجنين وبناء بروتين جديد من الأحماض الأمينية .

دراسات الأيض النتروجينى خلال إنبات البسلة (3) والشعير (5) أوضحت أن البروتينات المخزنة من أول المركبات التى تختفى . يُعاق إنماء أجنة الشوفان والشعير عند نزعها من أجزائها المخزنة وإنمائها فى وسط مغذى . وينتعش إنمائية الأجنة بعض الشىء لو أضيفت الأحماض الأمينية إلى البيئة المغذية (4) . وفى دراسة أيض البروتين فى أجنة الذرة المفصولة وغير المفصولة من الحبوب ، حَدَثَ بكل من أوكى وبيفرز (9) Oake and Beevers أن يقترحا أن كمية كبير من الأحماض الأمينية التى سبق تكوينها تنتقل من الأندوسبرم إلى الجنين النامى حيث تحدد بناء أحماض أمينية جديدة داخل الجنين . عندما ينزع جنين الذرة من أجزائه المخزنة وينمو على بيئة مغذية محتوية على الجلوكوز ونتروجين غير عضوى ، فإن مستوى النتروجين البروتينى يكون أقل بدرجة ملحوظة عن ذلك فى الجنين الغير مفصول عن الأندوسبرم والنامى فى نفس الفترة الزمنية . يمكن أن يستنتج من هذا الكشف أن الجنين له قابلية محدودة فى إدخال واتحاد النتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة . إلا أن قابلية اتحاد النيتروجين غير العضوى وبناء أحماض أمينية جديدة والبروتينات قد وجد أنها تنموا فى الجنين المفصول والذى ينمو لفترة زمنية فى بيئة ذات أحماض أمينية منخفضة (9) . إن ميكانيكية التحولات الغذائية للبروتين وبالذات هدم البروتين غير واضحة الفهم وهى تمثل تحدياً حيوياً هاماً بالنسبة للعلماء خاصة والإنسانية عامة .

دراسة التحولات الغذائية للبروتين حازت اهتماماً علمياً وأكاديمياً . فعلى سبيل المثال فهم الآلية أو الميكانيكية المشتملة على بناء وتحلل البروتين فى النبات قد تمكن العلماء من تجميد أو تأخير هدم البروتين وإمكانية زيادة مستوى البروتين فى النباتات والمستخدم فى الغذاء .

هذا التقدم يحظى بالترحيب من بعض الأقطار التى تعيش شعوبها على الغذاء الذى يتألف معظمه من المواد الكربوهيدراتية . وربما يستطيع الإنسان فى المستقبل التحكم الكامل فى مستوى البروتين فى نباتات المحاصيل .

الأسئلة

٩ - ١ عدد الأدوار الرئيسية للأحماض الأمينية فى النبات ؟

٩ - ٢ تكلم عن تركيب الحمض الأمينى الأولى . و ما هى الفروق التركيبية الرئيسية بين الأحماض الأمينية الأولية والثانوية ؟ وماذا تعنى مجموعة R (R group) فى الحمض الأمينى ؟

٩ - ٣ ما الذى يجعل الحمض الأمينى قاعدى أو حامضى ؟

٩ - ٤ عرف : زويتريون Zwitterion ، نقطة التعادل الكهربى iso electric point ، المترددة amphoteric، البناء الأولى primary structure .

٩ - ٥ أذكر المكونات الخلوية الأخرى التى قد تكون حامضية أو قاعدية ؟ ما هى أهمية الحموضة والقاعدية فى النظم الحيوية ؟

٩ - ٦ لماذا يعتبر النقل الأمينى (Trans amination) خطوة هامة فى التحولات الغذائية للاحماض الأمينية ؟

٩ - ٧ هل تنتقل البروتينات خلال النبات ؟ اشرح وجود البروتينات فى الأجزاء النباتية المتفرقة ؟

٩ - ٨ إشرح تركيب الرابطة الببتيدية peptide bond وما هو دورها الذى تلعبه فى بناء البروتين ؟

٩ - ٩ إشرح تركيب البروتين الأولى والثانوى والثالث والرابع ؟
Primary, Secondary, teriary and quaternary

٩ - ١٠ أذكر ثلاثة أدوار رئيسية للبروتينات فى النبات ؟

٩ - ١١ يقال عن الأحماض الأمينية والبروتينات أنها مترددة amphoteric ما هى الوظيفة الرئيسية للبروتين فى النباتات والتى ترجع إلى هذه الخاصية ؟

٩ - ١٢ ما هى درجة الـ pH فى المحلول الذى يكون فيه تركيز أيون الأيدروجين ٠,٠٠٠٠١ عيارى أو ١٠$^{-٩}$ أو ٠,٠٠١ عيارى ؟

٩ - ١٣ إذا فرضنا أن درجة الـ pH فى الخلايا النباتية تختلف بمرور الوقت من ٤,٥ - ٦,٦. لإيجاد متوسط درجة الـ pH خلال هذه الفترة من الوقت هل يمكن ببساطة جمع القيمتين وقسمة الناتج على ٢ ؟ إشرح ذلك .

٩ - ١٤ هل يمكن تقسيم البروتينات ؟ اعطى أمثلة للبروتينات البسيطة والبروتينات المرتبطة ؟

٩ - ١٥ أين يبدأ تكوين البروتينات فى الخلية ؟

٩ - ١٦ بادئاً بالقواعد ، ما هو نظام ترتيب المكونات التركيبية للأحماض النووية DNA, RNA ؟

٩ - ١٧ أين توجد الأحماض النووية (DNA, RNA) فى الخلية ؟ وما هى الأنسجة التى نتوقع أن تكون بها نسبة عالية من الأحماض النووية أو مشتقاتها ؟

٩ -١٨ ما هى الوظائف الحيوية للـ DNA, RNA ؟ هل يؤثر البروتين على وظيفة الأحماض النووية ؟ إشرح ذلك .

٩ - ١٩ ما هى الأماكن فى تركيب الحمض النووى DNA التى يمكن أن يحدث فيها تفاعل كيميوحيوى ؟

٩ - ٢٠ إشرح الميكانيكية المقبولة لعمليتى النسخ وانتقال المعلومات الكميوحيوية خلال عملية بناء البروتين ؟

٩ - ٢١ هل نتوقع أن يكون البروتين عالى الذوبان فى الماء ونشط فسيولوجيا عند نقطة تعادله الكهربائى isoelectric point ؟

قراءات مقترحة

Bedbrook, J.R., and R. Kolodner. 1979. The structure of chloroplast DNA. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:593–620.

Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry,* 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.

Flavell, R. 1980. The molecular characterization and organization of plant chromosomal DNA sequences. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:569–596.

Howell, S.H. 1982. Plant molecular vehicles: potential vectors for introducing foreign DNA into plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 609–650.

Key, J.L. 1976. Nucleic acid metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry,* 3rd ed. New York: Academic Press.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry.* New York: Worth.

McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach.* Philadelphia: Saunders.

الفصل العاشر



الإنزيمــــات[١]

Enzymes

صورة مجهرية لبللورات إنزيم الأميليز المعزول من فطر (Aspergillus oryzae) قوة التكبير ٣٠٠ مرة

Courtesy of J.H. Pazur, Professor of Biochcmistry, The Pennsylvania State University.

---

(١) قد تعرف عربياً باسم الخمائر حيث أن كلمة enzyme ذات مقطعين en وتعنى بادىء zyme تعنى الخمر وهى كلمة يونانية تعنى التخمير Fermentation

تتحكم الإنزيمات بدرجة كبيرة فى الحالة الديناميكية (dynamic state) للكيمياء الحيوية الخاصة بالنظم الحية – ويتكون الإنزيم جزئياً أو كلياً من البروتين ومن خصائصه أنه يزيد من سرعة التفاعل الكيموحيوى زيادة كبيرة هائلة – ويكون الإنزيم متخصص فى هذا التفاعل – وكما هو الحال فى العوامل المساعدة الغير عضوية inorganic – فإن النواتج النهائية final product لا تتأثر بوجود الإنزيم . ومن الجدير بالذكر أن التفاعل الكيموحيوى يسير ببطء شديد للغاية حتى نهايته وذلك فى غياب الإنزيم – لدرجة أن صور الحياة كما نعرفها حالياً تصبح غير ممكنة الوجود فى غياب الإنزيمات.ويرجع استخدام الإنزيمات لأغراض الإنسان منذ عهد الإغريق – حيث استعملت الإنزيمات فى عمليات التخمر لإنتاج الخمر – كما استخدم الإنسان الإنزيمات منذ تاريخ سحيق فى صناعة الجبن والخل وتخمير الخبز . وأثناء محاولات الإنسان لتحسين نوعية هذه المنتجات وعلى وجه الخصوص الخمور – جمعت معلومات غير مباشرة عن الإنزيمات – وأدت تلك المعلومات فى النهاية إلى تمييز أهمية الخلايا الحية كعامل مشارك أساسى فى هذه العمليات – ويرجع الفضل الأكبر فى هذا الأمر للعالم الفرنسى الكبير باستير Pasteur – وفى أثناء هذه الفترة من الأبحاث المبكرة – أُعتبرت الخلايا الحية الكاملة living intact cells وليست الإنزيمات فى حد ذاتها هي المسئولة عن هذه الأنشطة السابق الإشارة إليها . وعلى أية حال – فقد حدث تقدماً معنوياً فى دراسات الإنزيمات عندما اكتشف بخنر Buchner فى عام ١٨٩٧ أن عصير خلايا الخميرة المسحوقة والمعصورة – له المقدرة على تخمير السكر ، وقد استنتج بوخنر أن خلايا الخميرة الحية قد أمدت بعض العوامل (فى المستخلص أو العصير) لتحفيز تخمر السكرات فى بيئة خالية من خلايا الخميرة الكاملة .

أما التقدم أو الاقتحام الثانى فى الدراسات الإنزيمية فقد حدث عندما تمكن سمنر Sumner (4) من عزل إنزيم اليورييز urease فى عام ١٩٢٦ م – واكتشافه أن الإنزيمات هى بروتينات . وفى بداية الأمر تشكك بعض العلماء فى الطبيعة البروتينية للإنزيمات – ولقد انتهى هذا الشك الآن – بعد عزل العديد من الإنزيمات والتى اتضح بصفة قاطعة أنها ذات طبيعة بروتينية – وأصبح من المتفق عليه والمقبول به عالمياً أن الإنزيمات هى بروتينات .

طبيعة الإنزيمات Nature of Enzymes

الإنزيمات هى عوامل مساعدة عضوية organic catalysts وبالرغم من هذا فإن

الإنزيمات تتمتع بالعديد من خواص العوامل المساعدة الغير عضوية وبذلك تتميز الإنزيمات بالخواص الآتية :

١ – تكون الإنزيمات نشطة وذلك بكميات صغيرة للغاية ففى التفاعل الكيموحيوى تستطيع الإنزيمات بكميات صغيرة للغاية أن تحول كميات كبيرة من مادة التفاعل substrate إلى نواتج التفاعل products . والاصطلاحان مادة التفاعل substrate والناتج product يدلان على الخامات فى بداية ونهاية التفاعل الإنزيمى . ويسمى عدد المولات (الأوزان الجزيئية الجرامية) لمادة تفاعل لإنزيم ما والتى تتحول فى الدقيقة الواحدة لكل مول واحد من الإنزيم برقم دورة الإنزيم turnover number .

وتوجد اختلافات مثيرة فى نشاطات التفاعلات الكيموحيوية للإنزيمات المختلفة – وإذا قارنا الأرقام المختلفة لدورات الإنزيمات فنجد أن هذا الرقم يتراوح من ١٠٠ إلى أكثر من ٣,٠٠٠,٠٠٠ .

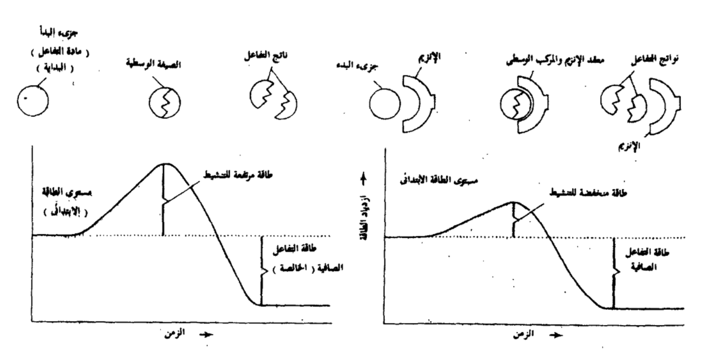
٢ – وكما هو معروف فإن العوامل المساعدة الحقيقية تظل كما هى دون أن تتأثر بالتفاعلات التى تُحفزها – وكذلك الإنزيمات ، تحت الظروف الثابتة ، تقترب من هذه الخاصية بدرجة كبيرة مثل العامل المساعد المثالى أو النموذجى ideal catalyst – ولكن لأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية فإن نشاطها يكون محدداً فى مجال ضيق من درجة الحرارة و pH – وهكذا تحت الظروف المثالية optimum conditions – فإن الإنزيم يكون غير ثابت نسبياً وربما يتأثر بالتفاعل الذى يحفزه .

٣ – على الرغم من أن الإنزيمات تسرع فى إتمام التفاعل الذى تحفزه ولكن الإنزيم لا يغير من حالة الاتزان equilibrium لهذا التفاعل – وفى النظم الحية – فى حالة عدم وجود الإنزيم فإن التفاعلات العكسية reversible reactions تحدث ببطء شديد تجاه الاتزان – وكل ما يفعله الإنزيم هو الإسراع فى التفاعل فى أحد الاتجاهين للوصول إلى حالة الاتزان بمعدل سريع للغاية .

٤ – الفعل الحفزى catalytic action (التحليلى) للإنزيم يكون متخصصاً – أى أن الإنزيمات متخصصة فى حفزها للتفاعلات – فمثلا الإنزيم الذى يحفز تفاعلاً ما قد لا يحفز تفاعلاً آخر – وهذا التخصص قد يكون دقيقاً فى بعض الإنزيمات وعاماً فى إنزيمات أخرى – على أن صفة التخصص تظل من أكبر الخصائص المهمة للإنزيمات .

الفعل الحفزى للإنزيم (catalytic action)

كيف يؤثر الإنزيم على معدل التفاعل ؟ ربما نستطيع الإجابة على هذا السؤال – بأحسن ما يمكن – وذلك إذا وصفنا ما يحدث لمادة ما فى حالة تحولها تلقائياً إلى مادة أخرى وذلك فى غياب الإنزيم أو فى حضوره – لاحظ شكل (١٠ – ١)



شكل ١٠ – ١ : عمل الإنزيم يكون مستوى طاقة التنشيط منخفضاً لمركب الإنزيم ومادة التفاعل (المركب الوسطى الغير ثابت) – طاقة التفاعل الصافية تكون واحدة فى وجود أو عدم وجود الإنزيم .

وفى حالة التفاعلات الكيميائية العادية – فإن مادة التفاعل substrate أو جزىء البدء (الجزىء الذى يبدأ به التفاعل) – يجب أن يتغير أولاً إلى صورة أو أكثر من الصور أو الصيغ الغير ثابتة – قبل أن يتحول إلى الناتج النهائى – ويمكن أن نشير إلى هذه الصورة الغير ثابتة unstable form على أنها الصورة الوسطية intermediate form أو صورة حالة الانتقال (التحول) transition state form – وتكون الصورة الوسطية ذات مستوى طاقة عالى بالمقارنة بجزىء البدء أو البداية (مادة التفاعل) – لذلك فإن احتمالية تكوين هذه الصورة الوسطية تكون ضعيفة إذا لم يمد التفاعل بطاقة إضافية – وهكذا فإن جميع التفاعلات حتى الذاتية أو التلقائية (spontaneous) منها تحتاج إلى عملية « تنشيط »

"activation" لمادة التفاعل (جزىء البدء) قبل أن يحدث التحول إلى نواتج التفاعل – وبدون العامل المساعد Catalyst تحدث معظم التفاعلات البيولوجية (الحيوية) بمعدل بطىء جداً – ويكون معدل التفاعل محدداً بتكوين المركب الوسطى intermediate compound الذى يحتاج إلى طاقة تنشيط عالية (energy of activation) . ويوجد طريق واحد للتغلب على عائق طاقة التنشيط وهو إمداد التفاعل بالطاقة (حرارة) . وبزيادة درجة الحرارة تحصل أعداد كبيرة من مواد التفاعل على قدراً كافياً من طاقة التنشيط لتكوين الصورة الوسطية intermediate form والتى تتحول تلقائياً إلى نواتج التفاعل .

أما فى التفاعلات الإنزيمية (التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات) فيرتبط الإنزيم بمادة التفاعل (جزىء البدء أو الابتداء) بطريقة تؤدى إلى حدوث تغير فى تكوين أو تركيب مادة التفاعل لتصبح فى الصورة الوسطية – ويحتاج معقد [الإنزيم – الصورة الوسطية] إلى طاقة تنشيط أقل بالمقارنة بطاقة التنشيط اللازمة فى حالة وجود مادة التفاعل بمفردها بدون الإنزيم – وبذلك نستطيع أن نقول بثقة أن الإنزيم يخفض من طاقة التنشيط اللازمة لمادة التفاعل – وبذلك يزيد من معدل تكوين الصور الوسطية المؤقتة ومن ثم يزيد من ناتج التفاعل . أو بعبارة أخرى – إذا انخفضت طاقة التنشيط اللازمة لتكوين معقد [الإنزيم – الصورة الوسطية] فإن عدداً أكبر من جزيئات مادة التفاعل يستطيع أن يشترك فى التفاعل بالمقارنة فى حالة عدم وجود الإنزيم .

فمثلاً تبلغ طاقة التنشيط الخاصة بتحليل فوق أوكسيد الهيدروجين H_2O_2 ١٨,٠٠٠ كالورى/مول فى حالة عدم وجود الإنزيم (الكتاليز) Catalase ، بينما تبلغ طاقة التنشيط فى حالة وجود الإنزيم ٦,٤٠٠ كالورى/مول فقط .

ومن الجدير بالذكر أن خفض طاقة التنشيط يحدث لكلا التفاعلين العكسى والطردى –أى أن الإنزيم يسرع من التفاعل للوصول إلى حالة الاتزان – ويوضح شكل (١٠ – ١) هذه القاعدة .

ويوجد تبسيط آخر للفعل الحفزى للإنزيم ، فمثلاً إذا تضمن التفاعل مادتين فإن الإنزيم يجمعهما مع بعض فى توفيق هندسى على الأماكن النشطة له – وهذه الأماكن النشطة لا تملكها الجزيئات الغير إنزيمية .

ومن الجدير بالذكر أن الأماكن النشطة active sites تتكون فى الإنزيم من ترتيبات فراغية خاصة specific spatial arrangements من المجاميع المرتبطة التى تتكامل مع تكوين مادة التفاعل – كذلك تزيد من القوة الحفزية للإنزيم زيادة كبيرة .

التخصص ومعقد [الإنزيم - مادة التفاعل]

Specificity and Enzyme-Substrate Complex

يشكل تخصص الإنزيمات أحد الملامح المهمة لنظم الحياة ونستطيع أن ننظر إلى تخصص الإنزيمات على أن الإنزيم يرتبط بمادة تفاعله - بسبب وجود المجاميع المتبقية من الأحماض الأمينية أى بقايا الأحماض الأمينية amino acid residues فى المركز النشط - وهذه البقايا توافق أو تلائم مادة التفاعل بطريقة تكميلية ونجد أن تخصص الإنزيم الحفزى يرتبط بتفاعل واحد فقط أو مجموعة من التفاعلات - فمثلاً إنزيم اليورييز urease يعتبر إنزيماً على درجة عالية من التخصص - إذ أنه يحفز تفاعلاً واحد فقط ويحلل مادة واحدة فقط وهى اليوريا .

$$\text{urea} + H_2O \xrightleftharpoons{\text{urease}} \text{carbon dioxide} + \text{ammonia}$$

وعلى النقيض من ذلك فبعض الإنزيمات لا تكون دقيقة التخصص بالدرجة السابقة - أى أن بعض الإنزيمات تكون أقل تحديداً فى تخصصها - بل يكون تخصصها محدداً ومرتبطاً ببعض الروابط الكيمائية - فمثلاً بعض الإستيريزات esterases تعمل على تفكيك أو تحليل رابطة الإستر بين الأحماض الدهنية المختلفة والكحولات دون تمييز بين روابط الإستر المختلفة . أى أن هذه الإنزيمات (الإستيريزات) تتخصص فقط فى تحليل رابطة الإستر دون غيرها من الروابط الكيميائية . ولا تحفز الإستيريزات تفاعلات الأكسدة - الاختزال oxidation-reduction reactions أو تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation reactions أو التفاعلات الغير تحليلية الأخرى .

وأظهرت الدراسات الحركية (الكينيتيكية) لفعل الإنزيمات kinetics of enzyme action - أن الإنزيم (E)يرتبط على مادة التفاعل (S) قبل أن يُنْتَج ناتج التفاعل (P) - وبعبارة أخرى أن الإنزيم ومادة تفاعله يكونان مركباً أو معقداً complex قبل حدوث أى تغيرات فى مادة التفاعل .

$$E + S \rightleftharpoons ES \longrightarrow E + P$$

وتحتوى الإنزيمات على مراكز نشاط active sites ترتبط بها مادة التفاعل ارتباطاً خاصاً - فإذا تخيلنا أن الإنزيمات - لها مراكز نشاط تحيط بها العديد من جزيئات مادة التفاعل التى يكون حجمها صغير جداً بالنسبة لمراكز النشاط نستطيع بهذا التخيل أن نقول أن

التصادم العشوائى random collision بين جزيئات مادة التفاعل يلعب دوراً مهماً فى تكوين معقد [الإنزيم – مادة التفاعل] .

وحيث أن الجزء الأكبر من جزىء الإنزيم يكون خالياً من المركز النشط – لذا فنحن نتوقع حدوث العديد من التصادم بين مادة التفاعل وجزىء الإنزيم قبل حدوث التصادم النشط active collision – وعموماً إذا توفر العدد الكافى من جزيئات مادة التفاعل فإن مركز الإنزيم النشط يشغل بالكامل – وفى هذه الحالة يكون معدل التفاعل فى أقصاه أو ذروته – هذا مع حفظ بقية العوامل الأخرى المؤثرة على النشاط الإنزيمى ثابتة .

ويجب أن نتذكر أن مركب أو معقد [الإنزيم – مادة التفاعل] يقدم لنا توضيحاً جيداً لظاهرة تخصص الإنزيمات – ومن الواضح أن المراكز النشطة تتشكل بطريقة خاصة داخل الانطواءات الكثيرة لجزىء الإنزيم .

المجاميع الفعالة ، العوامل المساعدة ، المرافق (أو القرين) الإنزيمى .

Prosthetic Groups, Cofactors, and Coenzymes

تملك العديد من الإنزيمات ، بجانب التركيب البروتينى مجاميع متصلة بهذا الجزء البروتينى – وتسمى البروتينات (الإنزيمات) التى تتصل بالمجاميع الغير بروتينية فى هذه الحالة بالبروتينات المرتبطة أو المقترنة conjugated proteins ويعتقد أن الإنزيمات التى من هذا النوع تتكون من جزئين – الأول هو الإنزيم المجرد apoenzyme ويتكون من أحماض أمينية فقط – والجزء الثانى هو المجموعة المرتبطة أو الفعالة prosthetic group ويمكن أن نرى مثلاً لهذا المعقد فى الإنزيمات التى تحتاج إلى معدن ما حتى تظهر نشاطها – وفى هذه الحالة يسمى المعدن باسم العامل المرافق الغير عضوى inorganic cofactor وكان يسمى سابقاً باسم المنشط activator . وقد لاحظ الباحثون وجود علاقات محددة بين الخواص الحفزية لبعض الإنزيمات وارتباطها بالمكونات المعدنية المختلفة – وفى الواقع فإن فصل الإنزيم المجرد apoenzyme عن المكون المعدنى metal component يترتب عليه عادة الفقد الكامل لنشاط الإنزيم – وباستعادة الإنزيم المجرد لهذا المعدن يعود النشاط الإنزيمى مرة أخرى .

والعديد من إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى glycolysis تحتاج إلى عوامل مساعدة معدنية – وبعض المعادن مثل النحاس ، الحديد ، المنجنيز ، الزنك ، الكالسيوم ، البوتاسيوم ، الكوبلت – تعتبر عوامل مساعدة للعديد من النظم الإنزيمية .

وعلى النقيض من الإنزيمات التى تحتاج إلى معادن – فإن بعض الإنزيمات تحتاج إلى مساعدة (مصاحبة association)مواد عضوية محددة حتى يُبدى نشاطه الإنزيمى – وهذه المجاميع المرتبطة العضوية تشكل فى بعض الأحيان جزءاً مكملاً ومتمماً للإنزيم ولا تنفصل عن الجزء البروتينى للإنزيم (الإنزيم المجرد) – وبعض المركبات العضوية تنفصل dissociate من الإنزيم المجرد وتتصرف كمجموعة عمل prosthetic group يكسوها الإنزيم المجرد – وتسمى مثل هذه المجاميع المرتبطة العضوية باسم المرافق أو القرين الإنزيمى coenzymes .

وخلال النشاط الإنزيمى يسلك المرافق أو القرين الإنزيمى كمستقبل acceptor أو مانح donor للذرات التى تضاف أو تزال من مادة التفاعل – وتوجد مثل هذه المرافقات الإنزيمية فى تفاعلات «الأكسدة – الاختزال» – زد على ذلك فإن المرافقات الإنزيمية ممكن فصلها بسهولة عن الإنزيم المجرد تحت الظروف المعملية ، وفى هذه الحالة فإن النشاط الحفزى للإنزيم يقل بدرجة كبيرة .

ولقد تحقق من التركيب الكيميائى لبعض المرافقات الإنزيمية مثل نيكوتين أميد أدينين ثنائى النيكليوتيد (NAD), Nicotinamide adenine dinucleotide وكذلك نيكوتين أميد أدينين ثنائى النيكليوتيد – فوسفات (NADP) والمرافق الإنزيمى أ(Coenzyme- A (CoA ، و فلافين أحادى النيكليوتيد flavin mononucleotide ، وفلافين أدينين ثنائى النيكليوتيد (FAD) flavin adenine dinucleotide – وأغلب المرافقات الإنزيمية تتكون من الفيتامينات – وهى مركبات عضوية تخلق فى النبات ولا تخلق فى الثدييات .

تسمية وتقسيم الإنزيمات Nomenclature and classification of enzymes

تسمى الإنزيمات تبعاً لمادة التفاعل التى يرتبط بها الإنزيم أو تبعاً لنوع التفاعل الذى يحفزه الإنزيم . وعادة يضاف المقطع (اللاحقة) ase – لاسم مادة التفاعل فمثلاً تسمى إنزيمات أرجينيز arginase ، تيروسينيز tyrosinase لأن مادة تفاعلهما هى الأرجنين arginine والتيروسين tyrosine على التوالى . كذلك تقسم الإنزيمات إلى مجاميع تحمل أسماءاً عامة تدل على مجاميع المركبات التى تتفاعل معها الإنزيمات – فمثلاً الليبيز lipase ، بروتينيز proteinase ، كربوهيدريز carbohydrase وهكذا .

كذلك تقسم الإنزيمات تبعاً لنوع التفاعل الذى تحفزه فمثلاً إنزيمات التميؤ أو التحليل المائى (هيدروليزات) hydrolases وإنزيمات الأكسدة (أوكسيديزات) oxidases

وإنزيمات تحليل الكربوهيدرات (كربوهيدريزات) carbohydrases وإنزيمات الفسفرة (فسفوريليزات) phosphorylases . وللأسف فإن بعض الأسماء القديمة ما زالت تُستعمل حتى الآن – ولا توجد علاقة بين أسماء الإنزيمات القديمة ونوع التفاعلات التى تحفزها – وهذه المجموعة من الأسماء القديمة تشكل استثناءاً وليست القاعدة العامة .

ومن أجل التعامل مع العدد الضخم من الإنزيمات النشطة فى عمليات الأيض – لا بد من اتباع بعض النظم التقسيمية – ولقد أسس النظام التقسيمى القديم على أساس نوع التفاعل الكيميائى الذى يحفزه الإنزيم وما زالت هذه الطريقة تستعمل حتى الآن على نطاق واسع – لكن يجب أن يعرف الطلاب الدارسين للكيمياء الحيوية نظام الترقيم للإنزيمات numbering system – وهذا النظام قد أوصت به لجنة الإنزيمات الخاصة باتحاد الكيمياء الحيوية العالمى – وفى نظام الترقيم تُقسم الإنزيمات إلى إنزيمات ناقلة transferases ، إنزيمات التميىء (التحليل المائى) hydrolases وإنزيمات التشابه isomerases – وغيرها – ونظام الترقيم يعمل به فى أغلب المنشورات والخلاصات الخاصة بأبحاث الكيمياء الحيوية – ونحن ننصح المهتمين بدراسة الإنزيمات أن يرجعوا إلى الكتب الحديثة والتى دون بعضها فى نهاية هذا الفصل – هذا وسنستعمل أسماء الإنزيمات العادية أو الشائعة فى هذا الكتاب .

إنزيمات التميىء أو التحليل المائى (هيدروليزات) Hydrolytic Enzymes

هى مجموعة من الإنزيمات تقوم بإضافة الماء إلى روابط خاصة فى مادة التفاعل – وتقسيم هذا النوع من الإنزيمات كمحللات مائية يعتبر تقسيماً تعسفياً – حيث أن معظم تفاعلات التحليل المائى تكون عكسية reversible – لذا فإنه من الصواب تسمية إنزيمات التحليل المائى بإنزيمات التكثيف أو إنزيمات التمثيل condensation or synthetic enzymes

$$RCO\text{—}OR' \underset{}{\overset{HOH}{\rightleftharpoons}} RCOOH + R'OH$$

ومن أمثلة التحليل المائى أو التميىء إنزيمات الإستيريزات esterases – الكربوهيدريزات carbohydrases ، البروتيزات proteases .

إنزيمات الأكسدة – الاختزال Oxidation-Reduction Enzymes

تحفز إنزيمات "الأكسدة – الاختزال" إزالة أو إضافة الهيدروجين ، الأوكسجين أو الإليكترونات إلى مواد التفاعل والتى بدورها تختزل أو تؤكسد فى هذه العملية .

$$RH_2 + A \longrightarrow R + AH_2$$
(removal of hydrogen)

$$RO + \frac{1}{2}O_2 \longrightarrow RO_2$$
(addition of oxygen)

$$R^{2+} \longrightarrow R^{3+} + e^-$$
(removal of electron)

وتمثل هذه الإنزيمات مركزاً كبيراً فى الأيض الخلوى – وبسبب أهميتها فإننا سنتناول وظيفتها فى الأيض بتفصيل أكثر فى فصل لاحق ومن أمثلة إنزيمات "الأكسدة – الاختزال" – الإنزيمات النازعة للهيدروجين (ديهيدروجينات) dehydrogenases وإنزيمات الأكسدة (أوكسيديزات) oxidases

إنزيمات الفسفوريليزات (الفسفتة)[1] Phosphorylases

وإنزيمات الفسفوريليزات (الفسفته) تحفز الانشقاق الفسفورى العكسى لرابطة خاصة فى مادة التفاعل ومن أحسن الأمثلة لإنزيمات الفسفوريليزات هى تلك التى تحفز إضافة عناصر حمض الفسفوريك إلى رابطة ألفا (١ ، ٤) جلوكسيد الخاصة بالنشا والجليكوجين glycogen .

ويتشابه نشاط الفسفوريليزات نوعاً ما مع نشاط إنزيمات التحليل المائى – فيما عدا أنها تضيف عناصر حمض الفوسفوريك بدلاً من عناصر الماء .

الإنزيمات الناقلة Transferases

والإنزيمات الناقلة تحفز نقل مجموعة ما من جزىء مانح donor molecule إلى جزىء مستقبل acceptor molecule وهذا القسم من الإنزيمات كبير جداً ويشمل العديد من الإنزيمات مثل إنزيم نقل مجموعة الجليكوسيد (ترانس جليكوسيديز)

---

(١) قد تعرف عربياً بإنزيمات التحلل بالفسفتة

transglycosidase ، إنزيم نقل مجموعة الببتيد (ترانس ببتيديزات) transpeptidases ، وإنزيمات نقل مجموعة الميثيل (ترانس ميثيليزات) transmethylases – وإنزيمات نقل مجموعة الأسيل (ترانس أسيليزات) trans aceylases – ومن أحسن الأمثلة المعروفة لإنزيمات النقل – هو إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض الأسبرتيك – الجلوتاميك (glutamic-aspartic transaminase) وكذلك إنزيم نقل مجموعة الأمين بين حمض الجلوتاميك – الأوكسالوخليك (glutamic-oxaloacetic transaminase)

$$\underset{\text{glutamic acid}}{\begin{array}{c}COOH\\|\\CH_2\\|\\CH_2\\|\\CHNH_2\\|\\COOH\end{array}} + \underset{\text{oxaloacetic acid}}{\begin{array}{c}COOH\\|\\CH_2\\|\\C{=}O\\|\\COOH\end{array}} \rightleftharpoons \underset{\alpha\text{-ketoglutaric acid}}{\begin{array}{c}COOH\\|\\CH_2\\|\\CH_2\\|\\C{=}O\\|\\COOH\end{array}} + \underset{\text{aspartic acid}}{\begin{array}{c}COOH\\|\\CH_2\\|\\CHNH_2\\|\\COOH\end{array}}$$

إنزيمات الكربوكسيليزات (الكربكسلة) Carboxylases

وإنزيمات الكربكسلة تحفز إضافة أو نزع ثانى أوكسيد الكربون ومن أمثلتها إنزيم دى كربوكسيليز حمض الجلوتاميك – glutamic decarboxylase – وهذا الإنزيم ينزع CO_2 من حمض الجلوتاميك ليعطى جاما أمينو حمض البيوتريك γ--aminobutyric acid .

$$\text{glutamic acid} \rightleftharpoons \gamma\text{-aminobutyric acid} + CO_2$$

ومن أمثلة الكربوكسيليزات التى تضيف CO_2 – الإنزيم الذى يحفز إضافة CO_2 إلى سكر ريبيولوز ثنائى الفوسفات وهو إنزيم كربوكسيليز ريبولوز ثنائى الفوسفات ribulose biphosphate carboxylase وهذا الإنزيم مهم فى التمثيل الضوئى حيث يحفز كربكسلة سكر الريبيولوز ١ ، ٥– ثنائى الفوسفات – وسنناقش هذا التفاعل فى فصل لاحق .

إنزيمات التشابه (أيزوميريزات) Isomerases

وهذه الإنزيمات تحفز التحول الداخلى لسكرات الألدوز إلى سكرات الكيتوز – فمثلاً إنزيم الفسفوجلوكو – أيزوميريز phosphoglucoisomerase يحول سكر

جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى فركتوز - ٦ - فوسفات

glucose-6-phosphate ⇌ fructose-6-phosphate

إنزيمات الإيبيميريزات Epimerases

وتحفز هذه الإنزيمات تحويل سكر ما أو أحد مشتقاته إلى مشابهة من نوع epimer - والإيبمر epimer هى الجزيئات التى تختلف فى تناسق ذرة كربون واحدة - وعملية تحويل الجزىء إلى مشابهة من نوع epimer تسمى epimerization - ومن أمثلتها هذا التحويل القابل للانعكاس لسكر زيليلوز -٥ - فوسفات إلى سكر ريبيولوز - ٥ - فوسفات .

xylulose-5-phosphate (CH_2OH–C=O–HOCH–HCOH–$H_2COPO_3H_2$) ⇌ (epimerase) ribulose-5-phosphate (CH_2OH–C=O–HCOH–HCOH–$H_2COPO_3H_2$)

توزيع الإنزيمات فى خلايا النبات Distribution of Enzymes in Plant Cells

لقد مكن تطور طرق البحث العلمى فى السنوات الحديثة العلماء من دراسة النظم الإنزيمية خارج الخلايا الحية - وأدى ذلك إلى إعطائنا صورة جيدة عن توزيع وعمل الإنزيمات داخل التركيب البنائى للخلية - وتعتبر الكائنات وحيدة الخلية unicellular organisms مثل الخميرة والبكتريا والطحالب من المصادر الممتازة لدراسة الإنزيمات - وذلك لمحتواها العالى من البروتين وتركيبها الأقل تعقيداً .

وكذلك تعتبر الوظائف الفسيولوجية لجزء معين من الخلية دليلاً جيداً على وجود الإنزيمات المشتركة فى هذه الوظائف – فمثلاً تعتبر وظيفة الريبوزومات – بصفة أساسية هى تخليق البروتين – لذا فإن إنزيمات عملية الترجمة translation الخاصة ببناء البروتين تكون موجودة على سطح الريبوزومات أو تكون قريبة جداً من الريبوزومات – وترتبط العديد من الإنزيمات الخاصة بالأيض الخلوى مع عضيات الخلية – وعلى الأرجح فإن أعلى تركيزات من الإنزيمات توجد فى الميتوكوندريا والكلوروبلاستيدات – وتوجد جميع إنزيمات دورة كربس وهى الإنزيمات التى تقوم بالأكسدة الكاملة لحمض البيروفك إلى CO_2 و H_2O فى الميتوكوندريا بما فى ذلك أيضاً الإنزيمات اللازمةلنظام نقل الإليكترون من المركبات الوسطية لدورة كربس إلى O_2 مع تكوين H_2O والتى ينتج عنها تكوين الـ ATP .

وتمتاز البلاستيدات الخضراء باحتوائها على نظم إنزيمية مختلفة فتحتوى على الإنزيمات اللازمة لتفاعلات تثبيت CO_2 فى عملية التمثيل الضوئى فى السدى stroma – كذلك توجد السيتوكرومات cytochromes فى البلاستيدات الخضراء – كما توجد أيضا فى الميتوكوندريا – ويعتبر نشاط السيتوكرومات مهماً لإنتاج جزيئات ATP – كذلك توجد فى البلاستيدات الخضراء الإنزيمات اللازمة لتخليق الصبغات pigments (الكلوروفيلات ، الكاروتنويدات ... إلخ) .

ويوجد إنزيم دى أوكسى ريبونيوكليز deoxyribonuclease فى النواة – وهذا الإنزيم يحفز الانشقاق التحليلى hydrolytic cleavage لجزىء DNA (ح. د ن) أما طور البلازم الأساسى (أو الأرضى) ground phase of cytoplasm (أى السيتوبلازم الذى لا يحتوى على أى عضيات خلوية) فيحتوى على كميات وافرة من الإنزيمات فتوجد به إنزيمات سلسلة التحلل الجليكولى ومسلك الهكسوز أحادى الفوسفات – كذلك إنزيمات التحلل المائى hydrolytic enzymes وإنزيمات الفسفوريليزات phosphorylases وبجانب الإنزيمات المرتبطة بأماكن خاصة داخل الخلية – توجد إنزيمات أخرى خارج الخلية extracellular – وتعمل هذه الإنزيمات فى الهضم خارج الخلية extracellular digestion وكذلك فى نقل المغذيات nutrients إلى داخل الخلية . فمثلاً – بعض أنواع البكتريا تستعمل البروتين والسكرات العديدة polysaccharides كمواد غذائية – هذه الجزيئات تكون كبيرة جداً ومعقدة ولا يمكن أن تخترق غشاء الخلية ، لذلك تفرز البكتريا إنزيمات تقلل أو تختزل حجم هذه الجزيئات الكبيرة إلى درجة أصغر فى الحجم وبذلك تكون لها المقدرة على اختراق الغشاء الخلوى .

وتوجد درجة محددة من تقسيم الأجنحة (الأماكن) بين الإنزيمات داخل الخلية compartmentalization – وهذا التقسيم فى حالات كثيرة يتيح ارتباطاً أحسن بين الإنزيم ومادة تفاعله مما يتيح الفرصة لوجود نظم إنزيمية أكثر فعالية .

وتقسيم الأماكن أو الأجنحة بين الإنزيمات يصل إلى أعلى درجاته فى الميتوكوندريا والكلوروبلاستيدات – وعلى أى حال فإن السيتوبلازم نفسه يقسم من أوله إلى آخره (كله) بالشبكة الأندوبلازمية والعضيات الخلوية الأخرى (البيرأوكسى زومات peroxisomes والأجسام الدقيقة (microbodies) وهذا يعضد الاقتراح القائل بأن النواتج الأيضية metabolites والإنزيمات توجد فى أجنحة أو أماكن مخصصة فى الخلية .

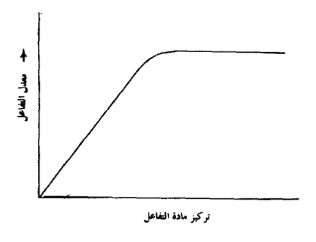
العوامل المؤثرة على النشاط الإنزيمى Factors Affecting Enzyme Activity

مثل كل التفاعلات الكيمائية – تكون التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات حساسة للظروف الخارجية – ولأن الإنزيمات ذات طبيعة بروتينية – فإنها تكون حساسة بدرجة غير عادية للتأثيرات المتغيرة لبيئتها الذاتية (المباشرة) – وهكذا فإن تركيز مادة التفاعل ، وتركيز الإنزيم ، ودرجة الحرارة ، ودرجة تركيز أيون الهيدروجين pH– تؤثر على معدل التفاعل الإنزيمى – لأن جميع هذه العوامل تؤثر على المركز النشط للإنزيم وتؤثر على تكوين مُعقد [الإنزيم – مادة التفاعل] .

تركيز مادة التفاعل Substrate Concentration

كما هو معروف أن تكوين معقد [الإنزيم – مادة التفاعل] يسبق التحولات التى تحدث فى مادة التفاعل – لذلك فإننا نستطيع أن نتخيل تأثير تركيز مادة التفاعل على التفاعل الذى يحفزه الإنزيم . وعادة يكون حجم جزىء الإنزيم أكبر بكثير من حجم مادة التفاعل . فإذا اعتبرنا الإنزيم جزىء عملاق ، ويكون محاطاً بتركيزات منخفضة نسبياً من مادة التفاعل التى يكون بعضها قريباً وبعضها يكون بعيداً عن المركز النشط ، وبسبب وجود مادة التفاعل بتركيز منخفض ، فإن المركز النشط للإنزيم قد لا يشغل بالكامل – هذا بالإضافة إلى أنه فى حالة إخلاء المركز النشط للإنزيم – فربما تمر فترة وجيزة قبل أن يشغل المركز النشط مرة ثانية بجزيئات أخرى من مادة التفاعل ومن الواضح أن الإنزيم لا يعمل بكفاءته القصوى تحت هذه الظروف – وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل ، فإن عدد الجزيئات الموجودة بجوار المركز النشط تزداد ، وبذلك تزداد

فرصة الاتصال بالمركز النشط ، لذلك إذا ثبتنا تركيز الإنزيم فإن زيادة تركيز مادة التفاعل يترتب عليه زيادة فى معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .



شكل ١٠ - ٢ : أثر تركيز مادة التفاعل النموذجى (المثالى) على معدل تحفيز الإنزيم للتفاعل .

أما إذا ازداد تركيز مادة التفاعل لدرجة تشبع saturation المركز النشط للإنزيم ، فإن الإنزيم فى هذه الحالة يعمل بكفاءته القصوى maximum efficiency هذا مع تثبيت جميع العوامل الأخرى .

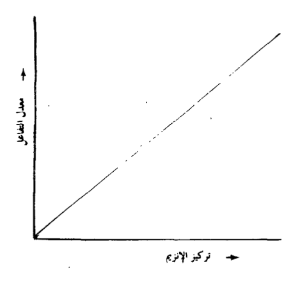
وإذا ازداد تركيز مادة التفاعل أكثر من ذلك ، فإننا لا نجد لهذه الزيادة أى تأثير على معدل التفاعل ، ويوضح شكل (١٠ - ٣) هذه العلاقات .

تركيز الإنزيم Enzyme Concentration

عندما نأخذ فى الاعتبار تأثير مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمى - فإننا نكون قادرين أيضاً على تفهم - لماذا تسبب الزيادة فى تركيز الإنزيم - زيادة معدل التفاعل الإنزيمى . فإذا افترضنا أن المراكز النشطة للإنزيم قد تشبعت بمادة التفاعل عند تركيز ما من تركيزات الإنزيم ، وعلى هذا فإن أى إضافة فى مادة التفاعل لا يترتب عليها زيادة فى سرعة التفاعل الإنزيمى - وفى هذه الحالة - إذا ازداد تركيز الإنزيم فمعنى هذا أن عدد المراكز النشطة قد ازداد ، وازدادت فرصة الاتصال التفاعلى reactive contact بين الإنزيم ومادة تفاعله .

وعندما نقيس نشاط إنزيم ما فإننا نستعمل تركيزات منخفضة من الإنزيم مع

تركيزات مرتفعة من مادة التفاعل ، وتحت هذه الأحوال ، فإن معدل النشاط الإنزيمى يكون فى أقصاه مهما كان تركيز الإنزيم المستعمل ، طالما كان تركيز الإنزيم منخفضاً بدرجة كافية تسمح بالاتصال المستمر بين مراكز النشاط وجزيئات مادة التفاعل – وفى هذه الحالة فإننا نلاحظ أن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز الإنزيم (لاحظ شكل ١٠ – ٣)



شكل ١٠ – ٣ : التأثير النموذجى لتركيز الإنزيم على معدل التفاعل – تركيز مادة التفاعل يكون عالياً بدرجة كافية تسمح بشغل المراكز النشطة باستمرار .

ويجب ألا ننسى أنه إذا كان تركيز مادة التفاعل منخفضا نسبياً – فإن زيادة تركيز الإنزيم يترتب عليه زيادة معدل التفاعل حتى درجة معينة ، بعدها يظل معدل التفاعل ثابتاً . وبعبارة أخرى فإن زيادة تركيز الإنزيم يكون له نفس تأثير زيادة تركيز مادة التفاعل على معدل التفاعل الإنزيمى (شكل ١٠ – ٣) .

وتوضح أشكال (١٠ – ٢) و (١٠ – ٣) كيفية تحليل حركيات التفاعل kinetics of reaction (دراسة معدلات التفاعل أو السرعة التى بها تحدث) .

ومن الممكن تقييم معدلات التفاعل تبعاً لرتبة حركيتها kinetic order (درجة اعتماد معدل التفاعل على تركيزات المواد المتفاعلة) – فمثلاً – نحن نسمى الجزء المستقيم من الخط فى الرسم البيانى (أشكال ١٠ – ٢ ، ١٠ – ٣) بالرتبة الأولى first order ، لأن معدل التفاعل يتناسب تناسباً طردياً مباشراً مع تركيز مادة التفاعل أو الإنزيم ، وبعد أن يستوى معدل التفاعل بعيداً عن التغيرات الانحدارية (شكل ١٠ – ٢) – يقال أن هذا

المعدل من رتبة الصفر ziro order ، لأن معدل التفاعل يكون مستقراً عن تركيز مادة التفاعل ويدل هذا على أن الإنزيم يعمل بفاعليته القصوى .

درجة الحرارة Temperature

كما يحدث مع كل التفاعلات الكيمائية ، فإن التفاعل الذى يحفزه الإنزيم يتأثر بدرجة الحرارة ، وعلى أى حال فإن الطبيعة البروتينية للإنزيم تجعلها حساسة للتغيرات الحرارية على وجه الخصوص ، وتحدد درجة نشاطها فى مجال ضيق من درجة الحرارة وذلك بالمقارنة بالتفاعلات الكيمائية العادية .

فعند درجة الصفر المئوى ، فإن معدل التفاعل الذى يحفزه الإنزيم يكون مساوياً للصفر من الوجهة العملية – وبزيادة درجة الحرارة فإن معدل التفاعل يزداد بمعدل ثابت – وفى العادة فإن المعامل الحرارى للتفاعلات الإنزيمية يكون فى حدود (٢,٥) وذلك حتى درجة ٢٥° م أى أن معدل التفاعل يتضاعف مرتين ونصف لكل زيادة فى درجة الحرارة مقدارها ١٠° م حتى ٢٥° م .

ويشترك عاملان فى هذه الظاهرة :

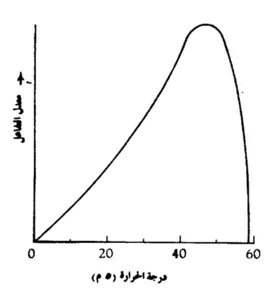
(١) زيادة الطاقة الحركية الذاتية kinetic energy لكل من الإنزيم ومادة التفاعل .

(٢) زيادة فرصة التصادم collision بين الإنزيم ومادة التفاعل – كنتيجة لزيادة معدل إثارتهم agitation برفع الحرارة .

وعند الاقتراب من درجة ٣٠° م – فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيم denaturation – تصبح أكثر وضوحاً فى أثرها – ومن الجدير بالذكر أن التركيب الجزيئى المعقد للإنزيم – يشكل عاملاً أساسياً فى نشاط التحفيزى (النشاط التحليلى للإنزيم) ، وهذا التركيب يحتفظ بنموذجه المزيد عن طريق العديد من الروابط الهيدروجينية الضعيفة – ويسبب رفع درجة الحرارة شد هذه الروابط وكسرها فى النهاية – وتقطيع إحدى هذه الروابط يسهل تقطيع الرابطة التى تليها ، وهكذا حتى لا يستطيع الإنزيم أن يحتفظ بتركيبه متكاملاً ويفقد قوته الحفزية أو التحليلية كاملاً ويحدث انهيار Collapse لتركيب الإنزيم برفع درجة الحرارة عن حد معين أو بالعوامل الأخرى التى تؤدى إلى تغير التركيب الإجمالى لجزىء البروتين (تغير الطبيعة denaturation) أى فقد الخواص الطبيعية .

وفقد الخواص الحفزية للإنزيم catalytic properties يكون حاداً نوعاً ما ، وفى

الأحوال النموذجية يبدأ هذا الفقد عند حوالى درجة ٣٠° م ويكون كاملاً عندما تقترب درجة الحرارة من ٦٠° م (لاحظ شكل ١٠ – ٤) .



شكل ١٠ – ٤ : التأثير النموذجي لدرجة الحرارة على تحفيز الإنزيم للتفاعل

ويجب أن نُدخل فى الاعتبار عامل الوقت عندما نناقش تأثير درجة الحرارة على معدل النشاط الإنزيمى .

فى شكل (١٠ – ٤) يمكن أن نلاحظ أن معدل التفاعل الإنزيمى يصل إلى أقصاه عند اقتراب درجة الحرارة من ٤٥° م – وعلى هذه الدرجة تُبدأ عملية التحطيم للتركيب الجزيئى للإنزيم ، فإذا ترك التفاعل الإنزيمى على هذه الدرجة لأى فترة من الوقت ، يحدث هبوط تدريجى للنشاط الإنزيمى .

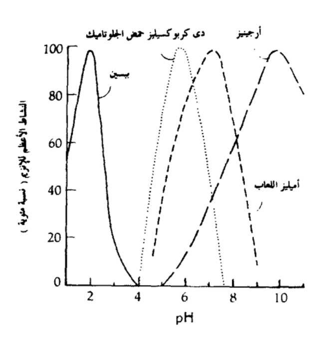
تركيز أيون الهيدروجين pH Hydrogen Ion Concentration

تحدث التغيرات فى درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) تغيراً فى طبيعة تركيب الإنزيم الجزيئى ، ويترتب على ذلك فقد نشاطه التحفيزى ، ولكن هذا لا يبدو أنه هو الأثر الأكبر لتركيز أيون الهيدروجين على التفاعلات الإنزيمية .

ومن الوجهة المثالية ، فإن لكل إنزيم درجة تركيز أيون هيدروجين مثلى optimum

pH ، وحدوث تغير على الجانب القلوى أو الحمضى لهذه الدرجة المثلى يترتب عليه حدوث انحدار فى النشاط الإنزيمي ومن المعروف أن البروتينات تملك مجاميع أيونية ionic groups عديدة وهذه المجاميع الأيونية قد تكتسب أو تفقد شحنات تبعاً لتركيز أيون الهيدروجين الخاص ببيئتها الذاتية ، فإذا كانت هذه المجاميع المتأينة تشكل مجاميع فعالة functional أى تشكل جزءاً من المركز النشط للإنزيم – وأن تكوين معقد [الإنزيم – مادة التفاعل] يعتمد على الحالة الأيونية لهذه المجاميع ، لذلك فمن السهل أن نتخيل كيفية تأثير التغير فى درجة pH. على درجة النشاط الإنزيمى ، هذا بالإضافة إلى أن مادة التفاعل . كما يحدث فى كثير من الأحوال تكون فى الحالة الأيونية لذا فهى تتأثر أيضاً بالتغير فى درجة الـ (pH) ، خصوصاً إذا كانت الحالة الأيونية لمادة التفاعل عاملاً مهماً لحدوث التفاعل – كذلك فإن الفعالية الكلية للحفز الإنزيمى يمكن توقفها على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .

ومن المناقشات السابقة نستطيع أن نستنتج أن الإنزيمات المختلفة لها مستويات مختلفة على درجة (pH) التى تكون عندها أكبر عدد من جزيئات مادة التفاعل على الحالة الأيونية .



شكل ١٠ – ٥ : تأثير درجة تركيز أيون الهيدروجين (pH) على نشاط إنزيم البيسين وأميليز اللعاب ،ودى كربوكسيليز حمض الجلوتاميك والأرجينيز

عن : J.S. Fruton and S. Simmonds. 1959 General Bio chemistry. New York : Wiley

المثبطات Inhibitors

حيث أن الإنزيمات هى بروتينات – لذا فإنها تملك مجاميع فعالة مختلفة ولها المقدرة على التفاعل أيضاً مع العديد من المركبات الأخرى خلاف مادة التفاعل .

ويؤدى تفاعل الإنزيم مع المواد الأخرى خلاف مادة تفاعله العادية – إلى تغير فى تركيب الإنزيم اللازم لنشاطه التحليلى أو الحفزى – وبذلك يقل النشاط الإنزيمى أو يوقف بالكامل .

والمثبطات الإنزيمية enzyme inhibitors إما أن تكون تنافسية (competitive) أو لا تنافسية (noncompetitive) ، وبعض الكيمائيين الحيويين يعتقدون بوجود نوع ثالث من المثبطات هى المثبطات عديمة التنافس *(uncompetitive inhibitors)* وهى تختلف قليلاً عن المثبطات اللاتنافسية ، ولكننا سنحدد مناقشاتنا للمثبطات التنافسية واللاتنافسية .

المثبطات التنافسية Competitive inhibitors

وهى تتشابه من الوجهة التركيبية مع جزيئات مادة التفاعل وربما فى بعض الحالات تحتل مراكز الإنزيم النشطة لذا فإن المعقد المتكون يكون قابلاً للانعكاس وغير نشط ولا تتكون نواتج التفاعل ، وبعبارة أخرى فإن المشابه التركيبى (structural analogs) يتنافس مع جزىء مادة التفاعل الطبيعية على مراكز الإنزيم النشطة ، وتسمى المواد التى تسلك مثل هذا الأسلوب بالمثبطات التنافسية (Competitive inhibitors) ويسمى تثبيط هذه المواد باسم التثبيط التنافسى Competitive .

$$E + S \rightleftharpoons ES \longrightarrow E + P$$

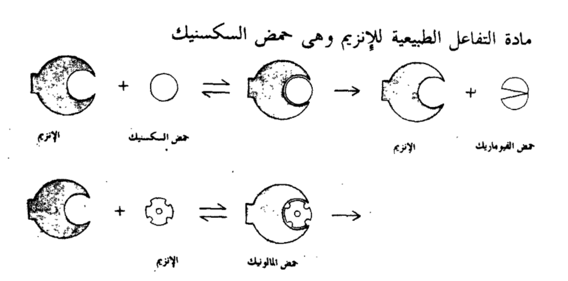
(enzyme + substrate)

or

$$E + I \rightleftharpoons EI$$

(enzyme + inhibitor)

ويمكن التغلب على التثبيط التنافسى وذلك بزيادة تركيز مادة التفاعل حتى تُشْغَلَ جميع مراكز ا لإنزيم النشطة بها . وأحد الأمثلة التقليدية للتثبيط التنافسى هو تثبيط حمض المالونيك (malonic acid) لإنزيم ديهيدروجينيز حمض السكسنيك (Succinic acid dehydrogenase) ، وهذا الإنزيم يحفز تحويل حمض السكسنيك إلى حمض الفيوماريك (fumaric acid) ويتشابه المثبط (حمض المالونيك) بدرجة كبيرة فى تركيبه الكيمائى مع



شكل ١٠ - ٦ : التثبيط التنافسى يتشابه حمض المالونيك فى تركيبه مع حمض السكسنيك لذلك يمكن أن يشغل مراكز الإنزيم النشطة بدلاً من السكسنيك

ويكون من نتيجة ذلك أن المثبط تكون له المقدرة على أن يشغل أو يحتل المركز النشط للإنزيم - وعلى هذا الأساس فإن حمض المالونيك يكون مثبطاً تنافسياً حيث أن زيادة تركيز مادة التفاعل (حمض السكسنيك) تؤدى إلى التغلب على تثبيط حمض المالونيك (لاحظ شكل ١٠ - ٦)

المثبطات اللاتنافسية (|moncompetitive inhibitors)

وعلى النقيض من المثبطات التنافسية ، فإن المثبطات اللاتنافسية لا تتنافس مع مادة التفاعل فى حد ذاتها (per se) على مركز الإنزيم النشط ، وعلى هذا فإن التثبيط اللاتنافسى لا يمكن التغلب عليه كاملاً عن طريق زيادة تركيز مادة التفاعل ، وبصفة عامة فإن المثبط اللاتنافسى يتفاعل إما مع جزء من الإنزيم لا يشترك فى النشاط التحليلى أو الحفزى (المركز النشط) وإما أن يتفاعل مع معقد [الإنزيم - مادة التفاعل] ، وتكون العلاقة بين الإنزيم و مادة التفاعل و المثبط اللاتنافسى كالآتى :

$$E \begin{cases} + I \rightleftharpoons EI & \text{(enzyme + inhibitor)} \\ + I \longrightarrow EI & \text{(enzyme + inhibitor)} \end{cases}$$

$$
E \begin{cases} + I + S \longrightarrow EIS & \text{(enzyme + inhibitor + substrate)} \\ + S \longrightarrow ES \longrightarrow P + E & \text{(enzyme-substrate interaction only)} \end{cases}
$$

وفى علاقة (الإنزيم – المثبط) – عادة ما يكون التثبيط بسبب تحوير تركيب الإنزيم والذى تكون نتيجته تحطيم مقدرة أو قابلية الإنزيم ومادة التفاعل على أن يتفاعلا – أما فى علاقة" الإنزيم – المثبط – مادة التفاعل"، فإن المثبط يصير مركب (الإنزيم – مادة التفاعل) غير نشط .

ملحوظة : ارجع إلى قائمة القراءات المقترحة للاطلاع على بعض كتب الكيمياء الحيوية الحديثة والتى تمد الدارس بمعلومات قيمة وعميقة عن حركية الإنزيمات ، والمثبطات – الألوستيرزم allosterism وتنظيم الإنزيمات enzyme regulation حيث أن هذه المراجع تخرج عن مجال هذا الكتاب .

الأسئـلة

١٠ - ١ ما هو الإنزيم من الوجهة التركيبية والوظيفية؟

١٠ - ٢ على الرغم من أن اصطلاح التنشيط "activation" لا يستعمل عادة فى الإشارة إلى مادة التفاعل – ماالذى يعنى بتنشيط مادة التفاعل ؟

١٠ - ٣ يستعمل اصطلاح تنشيط activation فى العادة لعملية تنشيط الإنزيم – ماذا يعنى تنشيط الإنزيم ؟ هل يتعلق الاصطلاح بطاقة التنشيط ؟ وضح .

١٠ - ٤ اشرح معنى الاصطلاحات : طاقة التنشيط energy of activation ، الصورة الوسطية intermediate form (حالة الانتقال transition state) ، الناتج product وذلك فيما يختص بالتفاعلات التحفيزية للإنزيم enzyme catalyzed reaction .

١٠ - ٥ كيف يعمل الإنزيم لخفض طاقة التنشيط لتفاعل معين ؟ وهل تلعب مادة التفاعل دوراً ما فى تحولها إلى الصورة الوسطية خلال التفاعل الذى يحفزه الإنزيم ؟

١٠ - ٦ هل الإنزيمات متخصصة فقط لمواد معينة ؟ وضح .

١٠ - ٧ بين الأحداث التى يتوقع أن تُحد من معدل تكوين الناتج فى تفاعل يحفزه الإنزيم ؟

١٠ - ٨ حدد مايأتى: العوامل الغير عضوية المساعدة ، المجموعة المرتبطة ، الإنزيم المجرد ، القرين أو المرافق الإنزيمى ، والبروتين المرتبط .

١٠ - ٩ أذكر بعض المرافقات الإنزيمية – ما هو دور المرافقات الإنزيمية ؟ اعطى مثلاً فى توضيحاتك – ما هى علاقة الفيتامينات بالمرافقات الإنزيمية ؟

١٠ - ١٠ يعتمد نظام تقسيم الإنزيمات على نوع التفاعلات الكيميائية التى تحفزها . اعطى بعض الأمثلة (بالاسم) للتفاعلات الإنزيمية ؟ ما هى أسس الوسائل الجديدة لتقسيم الإنزيمات – ارجع إلى كتب الكيمياء الحيوية فى حالة الضرورة .

١٠ - ١١ ما هى درجة توزيع أو تقسيم الإنزيمات فى أجنحة أو أماكن Compartmentalization فى الخلايا النباتية ؟

١٠ - ١٢ أوصف العوامل التى تؤثر على معدل التفاعلات التى تحفزها الإنزيمات ؟

قراءات مقترحة

Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.
Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.
McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
Metzler, E.D. 1977. *Biochemistry*. New York: Academic Press.
Preiss, J., and T. Kosuge. 1976. Regulation of enzyme activity in metabolic pathways. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
Smith, H., ed. 1977. *The Molecular Biology of Plant Cells*. Berkeley: University of California Press.
Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.

الفصل الحادى عشر



الكربوهيدرات(١)

Carbohydrates

صورة إلكترونية دقيقة مجسمة لحبيبات النشا من خلايا أندوسبرم الذرة . التكبير × ٦٥٠٠

مهداه من : Courtesy of C.D. Boyer, The pennsylvania State Univeersity.

(١) كلمة كربوهيدرات Carbohydrates كلمة مشتقة من اللغة الإغريقية اللاتينية Graeco-Latin وهى تعنى « الكربوَن المائى » "Watered-Carbon" وخير ترجمة عربية لها هو الكربومائيات إلا أن اصطلاح كربوهيدرات شائع الاستخدام عربياً ولذلك سوف نستخدمه . جاء هذا الاصطلاح (الكربوهيدرات) عن طريق اللبس بين العلماء الأوائل حينا وضعوا نازعات الماء (مثل حمض H_2SO_4 المركز) على هذه المركبات فأدى ذلك إلى كربنتها لذلك فقد كان اعتقادهم بأنها عبارة عن كربون مائى وقد ثبت عدم صحة ذلك بالطبع فيما بعد إلا أن الاصطلاح ظل كما هو .



كما يدل الاصطلاح فإن الكربوهيدرات عبارة عن مجموعة من المواد العضوية محتوية على عناصر الكربون والهيدروجين والأوكسجين بنسبة ١ : ٢ : ١ بصفة عامة . إلا أن هذا التعريف اتسع ليشمل مركبات تحتوى على النتروجين والكبريت وكذلك المركبات التى لا تنطبق فيها بدقة نسبة ١ : ٢ : ١ لعناصر الكربون والهيدروجين والأكسيجين ، وبالتالى فإن الكربوهيدرات (الكربومائيات) تعتبر **الدهيدات عديدة الأيدروكسيل** polyhydroxy aldehydes أو كيتونات عديدة الأيدروكسيل polyhydroxy ketones ومشتقاتها .

تعتبر الكربوهيدرات مهمة للنبات من عدة أوجه . أولا : تمثل المواد الكربوهيدراتية وسيلة لتخزين الطاقة المتحولة من الضوء فى عملية التمثيل الضوئى – تلك الوظيفة التى تعتبر ذات أهمية قصوى لكل من النبات والحيوان . ثانيا : تعتبر المواد الكربوهيدراتية مكونات مهمة للأنسجة الدعامية التى تمكن النبات من النمو قائماً والتى قد يصل ارتفاعه فى بعض الأحيان إلى ٤٠٠٠ قدم . ثالثا : تمد المواد الكربوهيدراتية النبات بالهياكل الكربونية اللازمة لبناء المركبات العضوية التى تكون النبات .

تقسيمها Their Classification

من الممكن تقسيمها على وجه التقريب إلى ثلاث فئات : وهى **السكريات الأحادية** monosaccharides[1] **وسكريات الأوليجو** oligosaccharides[2] **والسكريات العديدة** polysaccharides[1] المجموعة الأولى وهى السكريات الأحادية والتى تعتبر أقل المواد الكربوهيدراتية تعقيداً لا تعطى عند تحللها مائياً مواد كربوهيدراتية أبسط . وإذا تمسكنا بالتعريف الأصلى للكربوهيدرات (أى هيدرات الكربون hydrates of carbon) ، ففى هذه الحالة يجب أن نعتبر المركبات ثنائية الكربون مثل الفورمالدهيد formaldehyde وحمض الخليك acetic acid من ضمن المواد الكربوهيدراتية ، ولكن كما هو معروف فإن هذين المركبين ينقصهما بعض الخواص الكيماوية والطبيعية المرتبطة بالمواد الكربوهيدراتية . وتشكل السكريات الأحادية الوحدات البنائية للسكريات الأكثر تعقيداً مثل سكريات الأوليجو والسكريات العديدة . وسكريات الأوليجو تعتبر بسيطة

---

(١) المقطع mon (لاتينى) تعنى أحادى أو مفرد

(٢) المقطع oligo كلمة يونانية تعنى القليل little or few

(١) المقطع poly (لاتينى) يعنى عديد – وقد تعرب الكلمة فى جملتها « بالسكارك العديدة »

نسبياً - حيث إنها تتكون من جزيئين أو أكثر من السكريات الاحادية والتى ترتبط مع بعضها بروابطجليكوسيدية glycosidic linkages (الروابط التساهمية بين السكريات) . على النقيض من ذلك فإن السكريات العديدة تكون جزيئاتها معقدة ذات أوزان جزيئية عالية وتتكون من عدد كبير من السكريات الأحادية مرتبطة مع بعضها من خلال الروابط الجليكوسيدية . والحدود الفاصلة بين سكريات الأوليجو والسكريات العديدة غير محددة تماماً ، حيث أننا يمكن أن نعتبر جزيئاً كبيراً من سكر الأوليجو من ضمن السكريات العديدة أو جزيئاً صغيراً من السكريات العديدة من ضمن سكريات الأوليجو .

السكريات الأحادية Monosacchorides

أبسط الكربوهيدرات الذائبة هى المركبات ثلاثية الكربون أى **الدهيد الجليسرول** (**جليسرالدهيد** glyceraldhyde) وثنائى أيدروكسيل الأسيتون (دى هيدروكسى أسيتون dihydroxyacetone)

$$\begin{array}{ccc} & H & \\ & | & \\ ① & C{=}O & \\ & | & \\ ② & CHOH & \\ & | & \\ ③ & CH_2OH & \end{array} \qquad \begin{array}{cc} ① & CH_2OH \\ & | \\ ② & C{=}O \\ & | \\ ③ & CH_2OH \end{array}$$

glyceraldehyde dihydroxyacetone

وتأمل المركبين السابقين يساعدنا على فهم الاصطلاحات العامة المستخدمة لوصف السكريات . فعلى سبيل المثال تقسم السكريات الأحادية تبعاً لعدد ذرات الكربون الموجودة فى الجزىء ، لذا فإننا نسمى الدهيد الجليسرول وثنائى أيدروكسيل الأسيتون بالسكريات الثلاثية (الكربون) (**ترايوزات** trioses)[1] . لاحظ أيضاً فى هذين المركبين أن إحدى ذرات الكربون تحمل أوكسيجيناً كربونيل Carbonyloxygen ، الذى يوجد على ذرة الكربون الأولى لمركب الدهيد الجليسرول معطياً بذلك مجموعة ألدهيدية aldehyde group ، أو على ذرة الكربون الثانية فى مركب

---

(١) المقطع tri (لاتينى) يعنى ثلاثة

ثنائى أيدروكسيل الأسيتون معطياً بذلك مجموعة كيتونية keton group ، ولذلك فمن الممكن أن نميز بين المركبين ثلاثى الكربون بإطلاق اسم ألدوز aldose على الدهيد الجليسرول وإطلاق اسم كيتوز ketose على ثنائى أيدروكسيل الأسيتون . تُعرف مجموعتا الألدهيد والكيتون **بالمجاميع المختزلة** (reducing groups) ، وذلك بسبب قابليتها للأكسدة ببعض المركبات المعينة حيث تختزل هذه المركبات بدورها فى التفاعل ، وتُسمى السكريات التى تحتوى على تلك المجموعتين (الألدهيد والكيتون) بالسكريات المُختزلة reducing sugars .

البنتوزات Pentoses [١]

هى سكريات خماسية الكربون – ونادراً ما توجد على صورة ذائبة فى الحالة الحرة فى سيتوبلازم الخلية ، حيث أنها توجد بوفرة تماماً كمكونات لبعض الكربوهيدرات المعقدة فى النبات . وهكذا فإن م – زيلوز D-xylose [٢][٣] ، ى – أرابينوز L-arabinose [٢][٣] يكونان موجودين فى النبات كمكونين للزيلانات xylans والأربينات arabans على التوالى وهما سكريات عديدة كبيرة الحجم ذات وظيفة تركيبية فى الجدار الخلوى .

D-xylose		L-arabinose
H–C=O	①	H–C=O
H–C–OH	②	H–C–OH
HO–C–H	③	HO–C–H
H–C–OH	④	HO–C–H
CH_2OH	⑤	CH_2OH

D-xylose L-arabinose

---

(١) (penta) pent (لاتينية) تعنى خمسة لذلك فقد تعرف عربياً باسم السكريات الخماسية أو السكريات ذات الخمس ذرات كربون .

(٢) كلمة arabin تعنى العربى – وبهذه المناسبة فإن كلمة سكر (وسكريات) هى كلمة عربية أدخلها علماء الغرب إلى اللغات اللاتينية المختلفة وقد عرفت بـ "saccharides" – أما كلمة xylo كلمة لاتينية تعنى الخشب Wood .

(٣) الحرف D هو الحرف الأول من الكلمة اللاتينية dexter – وهى تعنى اليمنى أو على الجانب الأيمن – أما الحرف l فهى الحرف الأول من الكلمة اللاتينية levo أى اليسارى وللتمييز بينها عربياً فيمكن اختصار كلمة يمنى (م) وكلمة يسارى (ى) حيث تشتركان فى الحرف الأول (ى)

بالإضافة إلى الزيلوز والأرابينوز الخماسيان ، فإن سكريات م – ريبوز D-ribose ، ٢ – دى أوكسى – م – ريبوز 2- deoxy D-ribose الخماسيان يوجدان شائعين فى النبات كأحد مكونات الأحماض النووية ، كما تحتوى مرافقات إنزيمية معينة هامة فى تفاعلات نقل الأوكسيجين والمجموعات group transfer reactions تحتوى على م – ريبوز كمكون لتركيبها .

D-ribose		2-deoxy-D-ribose
H–C=O	①	H–C=O
H–C–OH	②	H–C–H
H–C–OH	③	H–C–OH
H–C–OH	④	H–C–OH
CH_2OH	⑤	CH_2OH

لاحظ التشابه الوثيق بينهما . وهذان البنتوزان (الخماسيان) يختلفان فقط فى المكونات حول ذرة الكربون الثانية ، فبدلاً من مجموعة الأيدروكسيل التى توجد على يمين ذرة الكربون الثانية فى م – ريبوز ، توجد ذرة هيدروجين فى سكر ٢ – دى اوكسى – م – ريبوز (كلمة deoxy « دى اوكسى » تعنى بدون أوكسيجين) . وهذان السكران هما جزء من تركيب النيوكليوتيد للأحماض النووية .

الهكسوزات Hexoses[1]

الهكسوزات هى سكريات سداسية الكربون . وهناك أربع سكريات هكسوزية وهى – م – **جلوكوز D- glucose** ، وم – فركتوز D-fructose ، وم – مانوز D-mannose ، وم – جالاكتوز D-galactose وتوجد هذه الهكسوزات إما كمكون للكربوهيدات الأكثر تعقيداً أو على حالة حرة فى الخلية ، وبصفة عامة فإن الجلوكوز والفركتوز هما فقط الهكسوزان الوحيدان اللذان يوجدان ذائبين على حالة حرة .

---

(١) المقطع hex (hexa) (لاتينية) يعنى ستة فهى تعرف عربياً بالسكريات سداسية الكربون أو ذى الست ذرات كربون

ويمكننا أن نلاحظ بسرعة الاختلافات التركيبية البسيطة بين الهكسوزات – ففى الثلاث هكسوزات الأولى توجد الاختلافات فقط حول ذرتى الكربون الأولى والثانية ، يختلف الفركتوز عن كل من الجلوكوز والمانوز فى كونه سكر سداسى كيتونى بينما الآخرين ألدوزان – أما بقية ذرات الكربون الأربع الأخرى فلا يوجد حولها أى تغيرات وتكون متماثلة تماماً فى السكريات الثلاثة . ويختلف الجالاكتوز عن الجلوكوز فى موضع مجموعة الأيدروكسيل على ذرة الكربون الرابعة فقط .

	D-glucose	D-fructose	D-mannose	D-galactose
①	H–C=O	CH_2OH	H–C=O	H–C=O
②	H—C—OH	C=O	HO—C—H	H—C—OH
③	HO—C—H	HO—C—H	HO—C—H	HO—C—H
④	H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH	HO—C—H
⑤	H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH	H—C—OH
⑥	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH

وتتميز الهكسوزات باحتوائها على ذرات كربون غير متماثلة asymmetric (تحتوى على أربع مجاميع إحلال مختلفة) وبذلك تسمح بوجود ثنائيات من المشابهات الفراغية diastereoisomers والتى تختلف فى خواصها الفيزيقية والكيميائية والبيولوجية ، ولذلك فهى تعرف بأسماء مختلفة ألا وهى الجلوكوز والمانوز والجلاكتوز وهكذا . وهذه السكريات ربما يكون لها صورة مرآه (معكوسة) تعرف بإنعكاس المرآه (enantiomers)[1] أو قد تعرف بالمشابهات الضوء عكسية) وهذه المشابهات لها نفس الخواص الفيزيقية فيما عدا الدوران البصرى أو الانحراف البصرى optical rotation ونحن نعنى بالانحراف أو الدوران البصرى تحول أو انحراف الضوء المستقطب palarized light النافذ خلال محاليل نقية من هذه المشابهات الضوئية إما أن يدور جهة اليسار أى يسارى الدوران (الانحراف) (levorotatory) وإما أن ينحرف أو يدور جهة اليمين أى يمينى الدوران أو الانحراف (dextrorotatory) معتمداً على صورة المرآة الموجودة .

---

(١) enantiomers هذا الاصطلاح يعنى وجود زوج من المركبات المتشابهة تركيبياً كلاً منهما ذا صورة مرآه معكوسة للآخر .

وبصفة تقليدية فإن الحرف المائل d أى م أو علامة (+) توضع قبل اسم السكر إذا كان الدوران يمينى ، أما الحرف المائل l أو علامة (−) فتشير إلى الدوران اليسارى (بالطبع للضوء المستقطب) . وبالتالى فإننا نجد م (+) جلوكوز ، و ى (−) جلوكوز (l(−) glucose و d (+) glucose) .

وبالرغم من استخدام م ، أو ى (+or- ,d-or, l-) (− or +) للدلالة بعض الشيء حول الصفات البصرية للسكريات ، إلا أنها لا تعطى أى معلومات عن التناسق Configuration حول مراكز عدم التناظر فى الجزىء . وقد استنبط نظاماً آخر بنى على أساس الخواص التناسقية Configurational Properties بدلاً من الخواص الضوئية ، وذرة الكربون التى تستعمل كدليل أو مفتاح للرمز فى هذا النظام هى ذرة الكربون الغير متناظرة ذات الرقم الأكبر ، ففى حالة الهكسوزات فإن هذه الذرة تكون رقم خمسة (بالطبع حيث أنها الأكبر رقماً فى الترتيب) ، ويقال لمجموعة الأيدروكسيل المتصلة بهذه الذرة (رقم ٥) أنها إما فى الوضع م (أى D) أو فى الوضع ى (أى L) . وعندما نكتب التركيب الكميائى لسكر ما على الورق ، فإننا نكتب الهيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ٥ على يمين السلسلة فى حالة إذا كان الهكسوز م هكسوز (D-hexose) . أما فى حالة سكر ى − هكسوز فإننا نكتب الأيدروكسيل على يسار السلسلة كما هو موضح فى الصيغة التركيبية للجلكوز والفركتوز ومن الناحية العملية فإن جميع السكريات التى وجدت فى النبات هى من التناسق اليمينى (م) D- Configuration . والحالة النادرة التى وجد فيها ى − جالاكتوز L-galactose هو المكون للآجار agar .

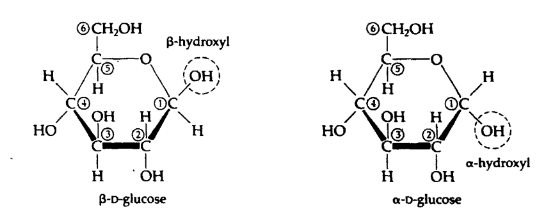
	D(+)-glucose	L(−)-glucose	D(−)-fructose
①	H−C=O	H−C=O	CH_2OH
②	H—C—OH	HO—C—H	C=O
③	HO—C—H	H—C—OH	HO—C—H
④	H—C—OH	HO—C—H	H—C—OH
⑤	H—C—OH	HO—C—H	H—C—OH
⑥	CH_2OH	CH_2OH	CH_2OH

التركيب الحلقى Ring structure

أثناء مناقشاتنا للكربوهيدرات ، فإننا اعتبرنا السكريات ذات تركيب ذى سلسلة

مستقيمة فقط ، إلا أنه فى الحقيقة وجدت الكربوهيدرات على نطاق واسع فى صورة دائرية أو حلقية cyclic or ring form . فى سلسلة الكربون للجلوكوز توجد أربعة مراكز غير متناظرة (وهى الكربون رقم ٢ ، ٣ ، ٤ ، ٥) فإذا ما تقاربا كربونى رقم ١ ، ٥ بدرجة كبيرة ، كما يجب أن يحدث فى المحلول ، فقد تتكون قنطرة من الأوكسجين بين هذين الوضعين من الكربون ويكون نتيجة ذلك تكوين مجموعة أيدروكسيل على ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك ينشأ مركز جديد من عدم التناظر حول ذرة الكربون رقم ١ ، وبذلك فإن جزىء الجلوكوز الآن له خمس ذرات كربون غير متناظرة بدلاً من أربع ، ومجموعة الأيدروكسيل المتكونة الجديدة من الممكن أن تكون إما فى الوضع ألفا α أو فى الوضع بيتا β على ذرة الكربون رقم ١ وبذلك تضيف مظهراً جديداً لتقسيمنا للكربوهيدرات .

ويظهر فى الشكل التالى سكريات [بيتا – جلوكوز β -D- glucose ، ألفا – م – جلوكوز α -D- glucose] تبعاً لتناسق هاورث Haworth configuration (أى التوزيع الفراغى المجسم Stereo chemical)



β-D-glucose α-D-glucose

وعلى الرغم من أن ألفا – وبيتا – م – جلوكوز (α- and β-D- glucose) متشابهان تركيبياً بدرجة كبيرة ، إلا أنهما يختلفان فى خواصهما الفيزيقية والكيميائية والبيولوجية . فمثلاً يكوّن بيتا – م – جلوكوز الوحدات التركيب بنائية للسليولوز Cellulose عديد سكارك الجدار الخلوى ذى التركيب الدعامى الواضح وظيفياً هنا ، بينما ألفا – م – جلوكوز يُكون الوحدات البنائية لعديد السكارك ألا وهو النشا starch الذى يعتبر من أكثر المواد المُخزنة شيوعاً فى النبات .

السلسلة المتفرعة Branched chain

وجد فى النباتات سكران أحاديان ذوى سلسلتين متفرعتين ذات منشأ طبيعى . إحداهما سكر خماسى الكربون يسمى أبينوز apinose ، أما الآخر فهو سكر سداسى الكربون يسمى هماميلوز hamamelose (22) . ويوجد سكر الأبينوز فى البقدونس (قد يُسمى أيضاً المقدونس parsley) ونبات خشب السهم arrowood[1] كمكون لثلاث جليكوسيدات مختلفة على الأقل . أظهرت الدراسات أن سكر الأبينوز واسع الانتشار فى النباتات ، وفى بعض الحالات وجد هذا السكر بكميات كبيرة . والنباتات الأخرى التى تحتوى على سكر الأبينوز تشمل عدس الماء duckweed[2] ، والدفلة (أو الدفلى oleander) وحشيشة الثعبان (أو حشيشة الحنش eelgrass) .

$$\begin{array}{ccc} \text{H}\diagdown\ \ \diagup\!\!\!\diagup\text{O} & \qquad & \text{H}\diagdown\ \ \diagup\!\!\!\diagup\text{O} \\ \text{C} & & \text{C} \\ | & & | \\ \text{H—C—OH} & & \text{HO—C—CH}_2\text{OH} \\ | & & | \\ \text{HOH}_2\text{C—C—OH} & & \text{H—C—OH} \\ | & & | \\ \text{CH}_2\text{OH} & & \text{H—C—OH} \\ & & | \\ & & \text{CH}_2\text{OH} \\ \text{apinose} & & \text{hamamelose} \end{array}$$

واكتشف سكر الهماميلوز فى بادىء الأمر من قلف شجرة « بندق الساحرة » witch hazel[3] حيث يوجد مختلطاً مع التنين tannin . قد أظهرت دراسات كل من شيربنبرج Scherpenberg وجروبنر Grobner وكاندلر Kandler (29) وكذلك دراسات سلمير Sellmair وكاندلر Kandler (31) وجود سكر الهماميلوز على نطاق واسع فى النباتات الراقية خاصة فى أنواع جنس زهرة الربيع (البرميولا Primula)[4] .

---

(١) يتبع هذا النبات عائلة caprifaliaceae وبعض أجناسه تعتبر شجيرات زينة وأسيجة خضراء والاسم العلمى هو Viburnum dentatum وهو من النباتات السامة .

(٢) Species of lemna وهو من عائلة Lemnaceae وهو شائع باسم عدس الماء فى مصر أما ترجمة الاسم الانجليزى فهو تعنى حشيشة البط أو عشب البط

(٣) يتبع هذا النبات العائلة البندقية Hamamelidaceae والاسم العلمى للنبات Hamamelis Virginiana وقد استمد اسم السكر « هماميلوز » من اسم جنس هذا النبات وهو Hamamelis وعلى ذلك يمكن أن يعرف عربياً هذا السكر بسكر البندق .

(٤) يتبع هذا الجنس عائلة Primulaceae يوجد فى مصر من هذا الجنس حقب القوله Primula boveana كنبات برى كما توجد الأنواع الزهرية المنزرعة من أجل الزينة .

سكرات الأوليجو oligosaccharides

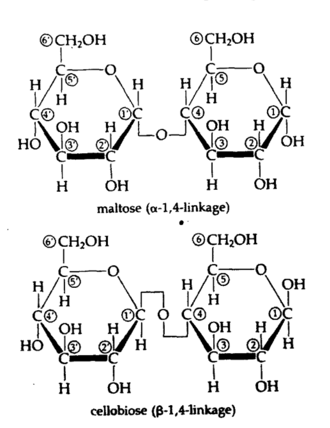
تصنف سكرات الأوليجو تبعاً لعدد وحدات السكرات الأحادية الموجودة فى تركيبها - لذلك إذا احتوى سكر الأوليجو على وحدتين من السكرات الأحادية فإنه يسمى بالسكر الثنائى disaccharide - وإذا احتوى على ثلاث وحدات من السكرات الأحادية يسمى بالسكر الثلاثى trisaccharide وإذا احتوى على أربعة يسمى بالسكر الرباعى tetrasccharide وهكذا . ويعتبر السكروز sucrose السكر الثنائى الأساسى فى النباتات الراقية وينتج من تكثيف سكرى الجلوكوز والفركتوز الأحاديين - أى أثناء تكوين السكروز يرتبط الجلوكوز والفركتوز مع بعضهما البعض - ويؤدى هذا الارتباط إلى استبعاد عناصر الماء وتكوين السكروز . ويمثل السكروز سكر المائدة الشائع الاستعمال وله قيمة تجارية للإنسان - لذلك فنحن نقدر بدرجة كبيرة تلك النباتات التى تعطى أو تغل كمية كبيرة من السكروز مثل قصب السكر sugar cane وبنجر السكر sugar beet وعلى الرغم من أن سكرا الجلوكوز والفركتوز من السكرات المختزلة - إلا أن السكروز ليس سكراً مختزلاً - لأن المجاميع المختزلة لكل من الجلوكوز والفركتوز تشترك فى تكوين الرابطة التى تربطهما مع بعض لتكوين السكروز - أى أن قنطرة الأوكسجين oxygen bridge بين السكرين الأحاديين تتكون بين ذرة الكربون رقم (١) لسكر الجلوكوز وذرة الكربون رقم (٢) لسكر الفركتوز ويكون نتيجة ذلك هو التخلص من مجاميع الكربونيل الحرة free carbonyl groups الخاصة بكل من الجلوكوز والفركتوز - ويجب أن نلاحظ أيضاً من تركيب السكروز أن سكر الفركتوز يوجد على هيئة حلقة خماسية (أى حلقة الفيورانوز furanose ring) أما سكر الجلوكوز فيوجد على هيئة حلقة سداسية (حلقة البيرانوز pyranose ring) .

sucrose

ويعتبر السكروز الصورة الأساسية التى تنتقل عليها الكربوهيدرات فى النباتات الراقية وفى السنوات الحديثة أثبتت هذه الحقيقة بوضوح باستخدام المواد ذات النشاط الإشعاعى .

وإذا سمح للنبات أن يقوم بعملية التمثيل الضوئى فى جو من ثانى أوكسيد الكربون المشع – فإننا نجد أن انتقال الكربون المشع من الأوراق بعد تمثيله يكون بصفة أساسية على صورة سكروز .

والسكرات الثنائية الأخرى التى لها أهمية فإنها فى العادة تكون نواتج التحلل الجزئى أو التدريجى degradation للسكرات العديدة مثل النشا والسليولوز – فنجد مثلاً أن التحلل التدريجى أو الجزئى للنشا يعطى سكر « المالتوز »[1] الثنائى والذى يتكون من جزيئين من (م – جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعض برابطة (ألفا ١ ، ٤) α-1,4- linkage وتشير الأرقام هنا إلى ذرات الكربون المشتركة فى الرابطة بين جزيئى الجلوكوز . كذلك يعطى التحلل التدريجى أو الجزئى للسليولوز cellulose أو اللجنين lignin سكراً ثنائياً وهو سكر السللوبيوز cellobiose والذى يتكون من جزيئين من (م – جلوكوز) D-glucose مرتبطين مع بعضهما برابطة (بيتا ١ ، ٤) β-1,4- linkage . وعلى النقيض من السكروز فإن كل من سكر المالتوز maltose وسكر السللوبيوز cellobiose سكران مختزلان .



والسكرات الثلاثية trisaccharides الموجودة طبيعياً مثل جنتيانوز gentianose والرافينوز raffinose قد وُجدت فى العديد من النباتات (22) – وعند تحليل الجينتيانوز تحليلاً مائياً

(١) قد يعرف باسم سكر الشعير

فإنه يعطى جزيئين من الجلوكوز وجزيئاً واحداً من الفركتوز – بينما يعطى التحليل المائى لسكر الرافينوز سكرات الجلوكوز ، والفركتوز وجالاكتوز galactose ويجب أن نعرف بالذكر أن كلاًمن الجنتيانوز والرافينوز سكران غير مختزلين . وتحتوى أوراق العديد من النباتات على كميات صغيرة من سكر الرافينوز – بينما توجد بكميات كبيرة فى الأعضاء المخزنة storage organs مثل البذور حيث يتراكم أثناء نضج البذور ويستهلك أثناء الإنبات (22) . ويبدو أن فقد الماء من الأنسجة النباتية (كما يحدث عند تكوين البذور) يصاحب أو يلازم زيادة معدل بناء الرافينوز . ولقد وجد زمرمان Zimmerman (39, 40) سكرستاكيوز stachyose الرباعي السكارك tetrasaccharide فى العديد من أنواع الأشجار ، ويعطى التحليل المائى لسكر ستاكيوز الرباعى سكرات الجلوكوز ، والفركتوز ، وجزيئين من سكر الجلاكتوز ولقد أعطانا ويب وبيرلى Webb& Burley (35) ملاحظة هامة وهى أن الإستاكيوز يشكل الصورة الأساسية للمواد الكربوهيدراتية المنقولة (أى التى تنتقل داخل النبات) بدلاًمن السكروز فى نباتات لسان العصفور الأبيض[1] (Fraxinus americana) والقرع (Cucurbita pepo) ونبات الفيرباسكم[2] Verbascum thapsus

السكرات العديدة (عديدات السكارك) Polysaccharides

وتختلف السكرات العديدة polysaccharides عن سكرات الأوليجو oligosaccharides فى أنها بالمرات (polymer) أو (جزىء كبير) ذات أوزان جزيئية عالية – تتكون من وحدات متكررة من السكرات الأحادية (مونومير) monomer (جزىء فردى أو أحادى) . وفى حالات عديدة فإن السكرات البسيطة التى ينتجها النبات تتحول إلى سكرات عديدة – ومن أكثر السكرات العديدة شيوعاً وانتشاراً النشا starch – وهو ناتج تخزينى فى النبات والسليولوز وهو سكر تركيبى أو نسيجى يكون الجزء الأكبر من الجدار الخلوى . وفى النباتات الدنيئة مثل الطحالب algea والبكتريا bacteria والفطريات fungi توجد سكرات عديدة أخرى ذات وظيفة غذائية وتركيبية بالإضافة إلى النشا والسليولوز .

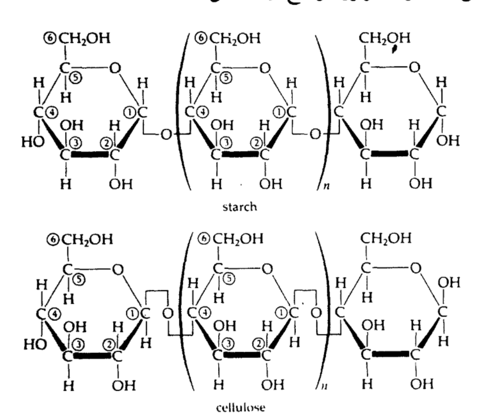
والنشا هو مركب ذو وزن جزيئى عالى يعطى عند تحلله تحليلاً مائياً كاملاً جزيئات ألفا

---

(١) يعرف انجليزيا أيضاً بـ white ash وهو من نباتات الأخشاب الصلبة يتبع عائلة Oleaceae .

(٢) يتبع هذه النبات عائلة حنك السبع Scrophulariaceae واسمه الانجليزى Common mullein توجد منه فى مصر أنواع أخرى عديدة قد تعرف أحياناً بأسماء دارجة مثل عورور – أو أذان العير – أو ودن الحمار .

– م – جلوكوز فقط α -D- glucose والسليولوز ذو وزن جزيئى عالى أيضاً وعند تحليله تحليلاً مائياً كاملاً يعطى جزيئات بيتا – م – جلوكوز β -D- glucose ويختلف كل من هذين السكرين العديدين (النشا والسليولوز) – وكذلك السكرات العديدة بصفة عامة (مع بعض الاستثناءات) عن السكرات الأحادية وسكرات الأوليجو – فى أنهم (السكرات العديدة) لا يذوبون فى الماء وتنقصهم حلاوة المذاق – والتركيب الجزيئى لكل من النشا والسليولوز موضح فى الشكل التالى .

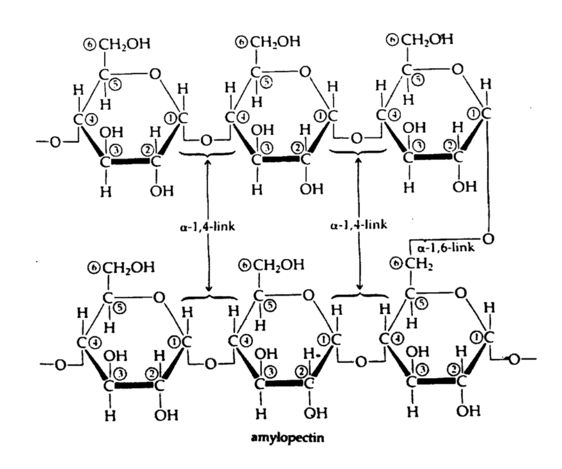


النشا Starch

يتحول معظم السكر الناتج من عملية التمثيل الضوئى إلى نشا والذى يتكون كحبيبات نشا starch grains فى البلاستيدات – وحبيبات النشا تكون منتشرة الوجود بدرجة كبيرة فى أعضاء التخزين مثل البذور ، والدرنات والأبصال حيث تعمل كغذاء مخزن احتياطى reserve nutrient لنمو وتطور النبات وتختلف حبيبات النشا فى الشكل والحجم من نبات إلى آخر وتكون حبيبات النشا من الكبر بدرجة تكفى لتمييزها ميكروسكوبياً .

وعلى الرغم من أننا نعتقد بصفة عامة أن النشا يتكون من وحدات جلوكوز متبلمرة على شكل سلسلة مستقيمة – إلا أنه فى الحقيقة يتكون من نوعين من السكرات العديدة

وهما الأميلوز amylose والأميلوبكتين amylopectin وكلاً من هذين السكرين العديدين يعطيان عند تحليلهما مائياً وحدات من ألفا – م – جلوكوز α -D- glucose . ويتكون الأميلوز من تبلمر وحدات جلوكوز على هيئة سلسلة مستقيمة أما الأميلوبكتين فهو جزىء متفرع branched molecule وتوجد روابط (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 links فقط فى جزىء الأميلوز – وعلى النقيض من ذلك فإن الأميلوبكتين يحتوى على روابط (ألفا ١ ، ٦) α - 1,6- links وأحياناً يحتوى على روابط (ألفا ، ١ ، ٣) α -1,3- links هذا بالإضافة إلى روابط (ألفا ١ ، ٤) α 1,4- links – وبسبب هذا التركيب الأكثر تعقيداً فإن الأميلوبكتين يكون أقل ذوباناً فى الماء من الأميلوز – ويمكن فصل الأميلوبكتين فصلاً جزئياً عن الأميلوز وذلك بالسماح للنشا أن يمكث فى الماء لفترات طويلة . ويرجع اللون الأزرق الداكن الناتج عن إضافة اليود للنشا إلى وجود الأميلوز – ولكن يعطى الأميلوبكتين لوناً أحمر إلى أرجوانى مع اليود – ويوضح الشكل التالى روابط (ألفا ١ ، ٤) و (ألفا ١ ، ٦) فى جزىء الأميلوبكتين .



السليولوز Cellulose

يتكون السليولوز من تبلمر وحدات من سكر الجلوكوز على هيئة سلسلة

مستقيمة – وترتبط وحدات الجلوكوز فيها برابطة (بيتا ١ ، ٤) β-1,4- links والسليولوز ذو وزن جزيئى عالى – وهو المكون الأساسى للجدار الخلوى ، لذلك فهو أكثر ناتج طبيعى وفرة فى العالم ، وعندما يتكون الجدار الابتدائى فى الخلايا الجديدة فإنه يتكون تقريباً من ٢٠٪ سليولوز ، أما الجزء الباقى فيتكون من سكرات عديدة غير سليولوزية وكمية بسيطة من البروتين . وأثناء نضج الخلايا تترسب مادة الجدار الجديدة لتكون الجدار الثانوى ، ويتشبع impregnate الجدار الخلوى بمواد غير كربوهيدراتية مثل اللجنين lignin والسيوبرين Suberin أو الكيوتين cutin – هذا ويكون السليولوز حوالى ٤٣٪ من الجدار الثانوى .

والسليولوز مادة خاملة inert نسبياً – وممكن أن يتحلل بالكامل بالمعاملات الكيميائية القاسية أو العنيفة فقط – فمثلاً يتحلل السليولوز إلى الجلوكوز عندما يعامل بحمض الكبريتيك المركز أو حمض الهيدروكلوريك المركز أو بالصودا الكاوية (أيدروكسيد الصوديوم) المركزة – والسليولوز لا يذوب فى الماء ولكنه ممكن أن يذوب فى المحاليل الأمونيومية لأملاح النحاس . والسليولوز لا يشكل أى قيمة غذائية مباشرة للإنسان وذلك لغياب الإنزيمات الهاضمة له مثل السليوليز cellulase . وفى بعض الكائنات المعينة مثل الحيوانات المجترة ruminants وبعض البكتريا والنمل الأبيض (الأرضة) termites وبروتوزوا معينة protozoa – فإن السليولوز يُهضم إلى الجلوكوز وتكون له قيمة غذائية ممتازة . وبسبب نقص الإنزيمات الملائمة لتحليل السليولوز فى النبات وكذلك بسبب أن السليولوز له خصائص محددة – لذلك فإنه يكون ممتازاً للأغراض التركيبية أو البنائية structural purposes وعلى الرغم من أننا نفكر بصفة عامة فى القيمة التركيبية أو البنائية للسليولوز بالنسبة للنبات إلا أننا يجب أن نأخذ فى الاعتبار قيمته البنائية أو التركيبية للإنسان فمنذ قبل فجر التاريخ خدمت خواص السليولوز الإنسان جيداً خصوصاً فى أدواته التى شكلها وفى التركيبات أو البنايات التى بناها لتحميه من البيئة . وفى الواقع فإن السليولوز لا يمثل فقط أكثر مادة عضوية متوفرة فى العالم ولكنه أيضاً من أكثر المركبات قيمة .

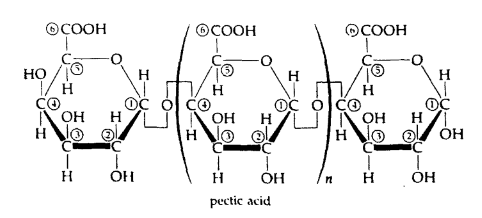
المركبات البكتينية Pectic Compounds

أمكن ملاحظة ثلاثة أنواع عامة من المواد البكتينية فى النباتات وهى حامض البكتيك pectic acid ومشتقين له وهما البكتين pectin والبكتين الأولى (البروتوبكتين) protopectin وتوجد المواد البكتينية بوفرة فى الصفيحة الوسطية التى بين جدر الخلايا

عادة على صورة أملاح الكالسيوم أو المغنسيوم لحامض البكتيك ويوجد كذلك البكتين والبكتين الأولى (بروتوبكتين) كذلك فى الصفيحة الوسطية . ويتكون حمض البكتيك النقى من سلسلة غير متفرعة بها حوالى ١٠٠ جزىء من حمض (م – جالاكتورونك) D-galacturonic acid ترتبط مع بعضها برابطة (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 linkage .

والتحليل المائى الكامل لحمض البكتيك يعطى أو يحرر جزيئات حمض الجالاكتورونك – ويختلف حمض الجالاكتورونك عن سكر الجالاكتوز galactose فى ذرة الكربون رقم (٦) فقط حيث تكون مجموعة كربوكسيل ($—COOH$) بدلاً من مجموعة الكربونيل ($—CH_2OH$)التى فى سكر الجالاكتوز . ويذوب حمض البكتيك فى الماء ويمكن أن يترسب بأيونات الكالسيوم .

ويشبه البكتين pectin بدرجة كبيرة حمض البكتيك pectic acid والفرق الوحيد بينهما هو حدوث أسترة esterification (تكوين رابطة الأستر) المجاميع الكربوكسيل مع مجاميع الميثيل methyl groups فى البكتين – ويكوِّن البكتين محلولاً غروياً فى الماء – يتحول إلى حالة الصلابة أو الجل gel بإضافة تركيزات خفيفة من الكحول أو تركيزات عالية من السكر . واستغلت مقدرة البكتين للتحول إلى حالة الصلابة أو الجل تجارياً لتصنيع الأغذية الهلامية (الألمازية) Jellies



pectic acid

ويطلق اصطلاح البكتين الأولى أو البروتوبكتين protopectin على جميع المواد البكتينية الغير ذائبة insoluble – وبسبب عدم ثبات البكتين الأولى (البروتوبكتين) – فلم يعزل هذا المركب بصورة نقية – وترتب على ذلك عدم معرفتنا الكثير عن تركيب وتكوين البكتين الأولى (البروتوبكتين) – على الرغم أنه يعتقد أن البروتوبكتين يكون جزيئاً

أكبر بكثير من حمض البكتيك والبكتين . ويتراكم البكتين الأولى (البروتوبكتين) بكميات كبيرة فى بعض الثمار مثل التفاح والكمثرى . وأثناء نضج الثمار يتحول البكتين الأولى (البروتوبكتين) إلى مواد أكثر قابلية للذوبان وهى البكتين وحمض البكتيك . على الرغم من أن الرابطة (ألفا ١ ، ٤) بين أحماض الجلاكتورونك تكون موجودة فى أغلب المواد البكتينية – إلا أنه يوجد تبلمر لبعض السكرات الغيريورونية nonuronide sugars بكميات صغيرة – ولقد عزلت هذه السكرات الغيريورونية أثناء تحليل المواد البكتينية مثل م . جالاكتوز D-galactose ، ى – أرابينوز L-arabinose ، ى – رامنوز L- rhamnose ، م – جلوكوز D-glucose ، [٢ – أ – ميثيل – ى فيوكوز]-2-O methyl -L- fucose [٢ – أ – ميثيل –ى– زيلوز] 2-O- methyl -L- xylose (9,38)

البنتوزانات Pentosans

لقد وجدت بلمرات polymers من سكرات البنتوز (خمس ذرات كربون) فى النباتات – ويوجد نوعان من البنتوزانات بصفة شائعة وهما الزيلان xylan والأرابان araban وعند تحليلهما يعطيان سكرى الزيلوز xylose والأرابينوز arabinose على التوالى ويعتبر الزيلان xylan هو البنتوزان pentosan الأكثر شيوعاً ووجوداً فى النباتات ويعتبر مكونا مهما لمادة الجدار الخلوى الأساسية وتعتبر الزيلانات xylans بصفة عامة بلمرات صغيرة غير متفرعة تتكون من وحدات من م – زيلوز D-xylose مرتبطة مع بعض برابطة (بيتا ١ ، ٤) β 1,4 links . ويوجد كذلك فى تركيب الزيلان وحدات من سكرات أخرى مثل (ى – أرابينوز) L-arabinose – وكذلك ممكن أن يوجد وحدات من السكرات الحامضية مثل حمض جلوكورونك glucoronic acid .

ويعتقد كذلك أن الأرابان araban عبارة عن بلمر صغير نسبياً ويتكون بصفة رئيسية من وحدات من ى – أرابينوز L-arabinose مرتبطة مع بعض برابطة (ألفا ١ ، ٥) α -1,5- link وعلى الرغم من أن سكر (ى – أرابينوز) يمثل السكر الأساسى الموجود فى الأرابان araban – فإن بعض السكرات الأخرى مثل م – زيلوز D-xylose تكون موجودة أيضاً – ويوضح جدول (١١ – ١) التركيب الكيمائى لخشب نوعين من أشجار مغطاة البذور ونوع واحد من أشجار معراة البذور .

جدول ١١ – ١ : التركيب الكيماوى لخشب نوعين من أشجار مغطاه البذور ونوع واحد من أشجار معراة البذور – كل القيم مقدرة كنسبة مئوية من للخشب الحر المستخلص .

Source : from T.E. Timell. 1965. In W.A. Cote, Jr., ed., Cellular Ultrastructure of Woody Plants. Syracuse, N.Y. Syracuse University Press. Reprinted by permission.

المكون Component	الاسفندان الأحمر * (Acer rubrum)	تامول الورق (Betula papyrifera)	تنوب بلسمى (موسكى) (Abies balsamea)
cellulose	45	42	42
lignin	24	19	29
glucuronoxylan	25	35	—
glucomannan	4	3	—
arabinoglucuronoxylan	—	—	9
galactoglucomannan	—	—	18
pectin, starch	2	1	2

تمثيل وتحلل السكروز Synthesis and Degradation of Sucrose

تمثيل السكروز Sucrose Synthesis

يتضمن تمثيل السكروز على الأقل فى النباتات الراقية مشاركة جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات uridine diphosphate glucose (UDPG) – وأول ما اكتشف هذا المركب اكتشف فى خلايا الخميرة (8) . ويحفز إنزيم تمثيل السكروز Sucrose synthetase نقل سكر الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) إلى سكر الفركتوز وفى بعض الأحيان يحدث تفاعل مماثل وهو نقل سكر الجلوكوز من (UDPG) جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات إلى سكر الفركتوز – ٦ فوسفات fructose -6- phosphate وهذا التفاعل يحفزه إنزيم تمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase – كما يوضح التفاعلين كالآتى :

$$\text{UDPG} + \text{fructose} \xrightleftharpoons[\text{إنزيم تمثيل السكروز}]{\text{sucrose}} \text{UDP} + \text{sucrose}$$

* ملحوظة كل من النبات الأول والثانى من مغطاة البذور أما النبات الثالث أى التنوب البلسمى فهو من العائلة الصنوبرية pinaceae أى من معرات البذور وجميعها نباتات أخشاب . فالنبات الأول الاسفندان الأحمر يتبع العائلة الاسفندانية Aceraceae أما النبات الثانى تامول الورق فهو يتبع العائلة البندقية caryIaceae (Hazelnut F.)

UDPG + fructose-6-phosphate $\xrightarrow[\text{synthetase}]{\text{sucrose phosphate}}$ UDP + sucrose phosphate

وفوسفات السكروز الناتجة فى التفاعل الثانى يمكن أن تحلل بإنزيم الفوسفاتيز phosphatase لينتج السكروز . وليس من المعروف بالضبط إذا كان تمثيل السكروز عن طريق هذين المسلكين يتم فى آن واحد أم لا فى النباتات . وعلى العموم ، فقد لوحظ نشاط إنزيمىْ تمثيل السكروز sucrose synthelase وتمثيل السكروز المفسفر sucrose phosphate synthetase فى العديد من النباتات . وتقترح الأدلة والبراهين الحالية أن جزىء جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) يمثل أحد الملامح الرئيسية والضرورية للتمثيل الحيوى biosynthasis للسكروز فى النباتات الراقية .

تحلل السكروز Sucrose Degradation

ويحفز إنزيم الإنفرتيز invertase تحليل السكروز معطياً بذلك سكرا الجلوكوز والفركتوز

$$\text{sucrose} + H_2O \xrightarrow{\text{invertase}} \text{glucose} + \text{fructose}$$

ويعتقد أن هذا التفاعل يسير فى اتجاه واحد unidirectional أى أن التحليل المائى يسير غالباً حتى نهايته – ويدل عزل إنزيم الإنفرتيز من الأنسجة النباتية المختلفة على أن المسلك الأساسى لتحليل السكروز فى النباتات من الممكن أن يتم عن طريق نشاط هذا الإنزيم (الإنفرتيز) .

ومن المهم أن نتذكر أو نلاحظ أن حمض الجبريليك gibberellic acid وهو أحد منظمات النمو النباتية ، وجد أنه يشجع تخليق الأنفرتيز فى العديد من أنظمة النمو النباتية المختلفة (11, 18, 25) وسنناقش دور حمض الجبريليك فى فسيولوجيا النبات فى فصل لاحق .

تمثيل وتحلل النشا Synthesis and Degradation of Starch

تمثيل النشا Starch Synthesis

لقد تطورت دراسات أيض النشا starch metabolism فى الخلية النباتية إلى موضوع معقد ومشوق . ولقد أمكن التوصل إلى استنتاج عام أو خلاصة عامة نتيجة للدراسات

العديدة التى أُنجزت فى هذا الموضوع وهى أن بناء النشا يخضع لتنظيم إنزيمات مختلفة بعضها له وظيفة بنائية وتحليلية ويعتمد هذا على الظروف أو الأحوال الذاتية المباشرة فى مكان أو موضع التفاعل .

ولقد اكتشف هانز Hanes (16) إنزيم فسفوريليز النشا starch phosphorylase فى نباتات البسلة والبطاطس وأثبت نشاطه فى أنابيب الاختبار in vitro – ولقد وجد هانز أنه فى وجود سكر الجلوكوز – ١ – فوسفات وهذا الإنزيم (فسفوريليز النشا) تكّون بلمر polymer من جزيئات الجلوكوز – ووجد أيضاً الحاجة إلى جزىء بادىء primer molecule أو مستقبل acceptor يتكون من ثلاثة جزيئات من الجلوكوز (maltotriose) وذلك لتتكون سلسلة من عدد مثالى قدره عشرين من متبقيات سكر الجلوكوز glucose residues منظومة أو ملضومة مع بعض بروابط (ألفا ١ ، ٤) α -1,4- linkages .

$$n(\text{glucose-1-phosphate}) + \text{acceptor} \xrightarrow[\text{}]{\text{starch phosphorylase}} \text{amylose} + n(P_i)$$

ويضاف الجلوكوز من الجلوكوز –١– فوسفات إلى الطرف الغير مختزل للبادىء أو المستقبل مكوناً بذلك الرابطة (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 link عند هذا الموضع (المكان) – أى أن إنزيم فسفوريليز النشا يحفز إضافة وحدات الجلوكوز واحداً بواحد إلى الطرف الغير مختزل nonreducing end لجزىء البادىء أو المستقبل مكوناً بذلك سلسلة من جزىء الأميلوز amylose molecule (لاحظ شكل ١١ – ١) .

شكل ١١ – ١ : بناء جزىء الأميلوز عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى النهاية أو الطرف الغير مختزل لجزىء البادىء – وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوريليز النشا .

وكذلك أيضاً فإننا ممكن أن نعتبر إنزيم فسفوريليز النشا إنزيماً هدمياً degradative enzyme (19) – ففى وجود الفوسفور الغير عضوى – يحفز إنزيم فسفوريليز النشا الإنشقاق

الفسفورى phosphoric acid cleavage للرابطة (ألفا ١ ، ٤) الخاصة بالأميلوز معطياً بذلك سكر الجلوكوز - ١ - فوسفات - وتعرف هذه العملية بالفسفرة phosphorolysis (التحليل الفسفورى) - ومن الجدير بالذكر أن الفسفرة (التحليل الفسفورى) تختلف عن التحليل المائى hydrolysis فى أنها تتضمن توزيع عناصر حمض الفوسفوريك phosphoric acid بدلاً من عناصر الماء .

ويشجع عملية الفسفرة (التحليل الفسفورى) وجود تركيزات عالية من الفسفور الغير عضوى وارتفاع رقم (pH) - بينما يشجع انخفاض رقم pH ووجود تركيزات منخفضة من الفسفور الغير عضوى عملية التخليق - هذا ولقد عزل إنزيم فسفوريليز النشا من عدد من النباتات ويبدو أنه (الإنزيم) منتشر بصفة عامة (36) .

وهناك إنزيم آخر له المقدرة على تكوين الرابطة ألفا (١ ، ٤) عن طريق إضافة وحدات الجلوكوز إلى جزىء البادىء أو المستقبل وهو الإنزيم الناقل لجزىء الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase .

ولقد اكتشف هذا الإنزيم أولاً فى الفاصوليا - الذرة ، والبطاطس حيث يحفز نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G إلى جزىء البادىء أو المستقبل - هذا وجزىء البادىء يمكن أن يكون سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) أو ثلاث وحدات من الجلوكوز (مالتوترايوز) maltotriose أو أربع وحدات من الجلوكوز (مالتوتتروز) maltotetrose أو حتى جزىء نشا (27) . وفى حالة استعمال النشا كبادىء فإن وحدات الجلوكوز ممكن أن تضاف إلى كل من الأميلوز أو الأميلوبكتين - وهكذا فإن إنزيم نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase من الواضح أنه يحتاج إلى رابطة واحدة على الأقل من روابط ألفا (١ ، ٤) كالتى تكون موجودة فى جزىء سكر المالتوز - حتى يحفز إضافة وحدات أخرى من الجلوكوز وتكوين روابط إضافية من ألفا (١ ، ٤) α-1,4-linkages .

$$\text{UDPG + acceptor} \xrightleftharpoons[\text{إنزيم نقل الجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات}]{\text{UDPG transglycosylase}}$$

وممكن أن يقوم السكروز بوظيفة المانح لسكر الجلوكوز glucose donor فى عملية تخليق النشا . ولقد وجد أكازاوا Akazawa ، ومناميكاوا Minamikawa وميوراتا murata[1] أن تحضين incubation السكروز - (السكروز الموسوم sucrose-^{14}C مع حبيبات

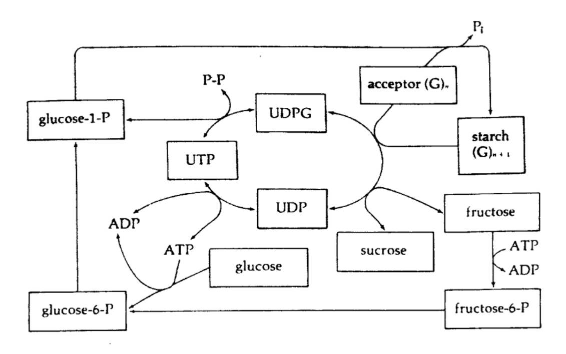
النشا واليوريدين ثنائى الفوسفات (U D P) – ترتب عليه انتقال كمية كبيرة من النشاط الإشعاعى أى ذرات الكربون الموسومة إلى النشا .

ولقد اقترح هؤلاء العلماء أن الجلوكوز الذى كان موجوداً فى السكروز الموسوم قد انتقل أولاً إلى جزىء يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P) مكوناً بذلك جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) بطريقة عكسية لتخليق السكروز بعد ذلك ينتقل الجلوكوز من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) إلى النشا – ويوضح هذا المخطط أن الامداد الكافى المستمر من الجلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات يساعد على استمرار تخليق النشا .

وبعض المدلولات أدت إلى اقتراح أن مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) ممكن أن يلعب دوراً ثانوياً فقط فى تخليق النشا – ولقد أثبت ميوراتا Murata ومساعدوه (23, 24) أن مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (A D P G) قد استغل بكفاءة أعلى من مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (U D P G) فى تخليق النشا – ولقد دعم ذلك باكتشاف وجود مركب جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات (A D P G) كمركب طبيعى فى الأرز (24 , 23) .

وفى ضوء المناقشات السابقة فإنه من الأصوب أو الأكثر ملائمة تسمية الإنزيم الناقل للجلوكوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات U D P G transglycosylase بإنزيم تخليق الأميلوز amylose synthetase وفى المخطط الموضح فى شكل (١١ – ٢) فإن جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات ممكن أن يستبدل بجزىء جلوكوز أدينوسين ثنائى الفوسفات . وما زال هناك إنزيم آخر وجد أنه يحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية (ألفا ١ ، ٤) α -1,4 glycosidic linkage ، ويسمى هذا الإنزيم (إنزيم – د) D-enzyme – وأول من اكتشفه العالم بيت Peat ، وهيلان Whelan وريس Rees فى البطاطس (26) – ولقد وجدوا أن هذا الإنزيم يحفز النقل العكسى reversible transfer لوحدتين أو أكثر من الجلوكوز من المالتو – دكسترين malto-dextrin (سلسلة من الجلوكوز تتكون من أكثر من جزيئين مرتبطة مع بعض برابطة جليكوسيدية ألفا ١ ، ٤) إلى مستقبلات مختلفة .

فإذا افترضنا وجود جزىء من المالتوترايوز maltotriose (ثلاث جزيئات من الجلوكوز) كمادة تفاعل للإنزيم (كمانح) وجزيئاً آخر من المالتو ترايوز كمستقبل acceptor – فإن إنزيم د D- enzyme يحفز تكوين المالتوبنتوز malto-pentose – ويضيف



شكل ١١ – ٢ : تمثيل النشا

From : T. Akazawa et al. 1964. Plant Physiul. 39 : 371

الإنزيم المالتو دكسترينات malto-dextrins إلى الطرف الغير مختزل لجزىء المستقبل (لاحظ الشكل التالى) .

maltotriose + maltotriose $\xrightleftharpoons{\text{D-enzyme}}$ malto-pentose + glucose

وقد لاحظ والكر وهيلان Walker & Whelan (34) أنه إذا أزيل الجلوكوز المتراكم فى التفاعل السابق عن طريق بعض التفاعلات الأيضية – فإن إنزيم – د (D-enzyme) يبنى سلاسل منَ الأميلوز ذات أطوال بدرجة كافية – ويزال الجلوكوز مثلاً عن طريق فسفرته إذا توفر وجود إنزيم الهكسوكينيز Hexokinase وجزىء ATP ومن الجدير بالذكر أن إنزيمات فسفوريليز النشا starch phosphorylase ، ونقل الجلوكوز من

جلوكوز يوريدين ثنائي الفوسفات UDPG transglycosylase « أو إنزيم تخليق الأميلوز » amylose synthetase وإنزيم – د D-enzyme كلها تحفز تكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) α 1,4- glycosidic link ويحتوى جزىء النشا أيضاً على روابط ألفا (١ ، ٦) جليكوسيد α -1,6 glycosidic links عند نقاط تفرعه .

ولقد وجد أن مستخلص البطاطس يحتوى على إنزيم يُسمى (إنزيم – كيو) Q- enzyme – له المقدرة على تكوين جزىء الأميلوبكتين مستخدماً فى ذلك الأميلوز كمادة تفاعل .

وأول من عزل (إنزيم – كيو) Q enzyme من مستخلص البطاطس هو بوم Baum جلبرت Gilbert (3) .

ويعتقد أن (إنزيم – كيو) Q. enzyme يحفز نقل سلاسل صغيرة من وحدات الجلوكوز من جزىء من نوع الأميلوز (ويُسمى الجزىء المانح) إلى جزىء مستقبل يتكون على الأقل من أربع وحدات من الجلوكوز مرتبطة بروابط جليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) – وتوصل tack السلاسل الصغيرة المنقولة بذرة الكربون رقم (٦) الخاصة بإحدى وحدات الجلوكوز فى الجزىء المستقبل لتكون بذلك الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α-1,6- glycosidic link ويخلق النشا على الأرجح كنتيجة للنشاط المتزامن (لإنزيم – كيو) Q- enzyme وواحد أو أكثر من الإنزيمات المعروفة بتحفيزها لتكوين الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) – وعلى أى حال فإن هذا الافتراض لم يثبت حتى الآن – ولم نتمكن من الإجابة على السؤال الخاص بكيفية تخليق كل من الأميلوز والأميلوبكتين معاً فى نفس حبيبة النشا حتى الآن – وفى الحقيقة فإن تحضين (إنزيم – كيو) مع إنزيم فسفوريليز النشا فى نفس مخلوط التفاعل ينتج عنه تكوين مخلوط متفرع من السكرات العديدة فقط – ولا ينتج عنه تخليق أميلولوز وأميلوبكتين – وربما أن الأميلوز والأميلوبكتين يخلقان فى أماكن مختلفة على الحبيبة .

ومن المهم أن نلاحظ أن هناك على الأقل نبات واحد وهو الذرة السكرية sweet corn لها المقدرة على بناء نوع من السكرات العديدة على نمط الجليكوجين glycogen-type polysaccharides ويسمى بالجليكوجين النباتى phytoglycogen . هذا بجانب الأميلوز والأميلوبكتين (36) – ويشبه الجليكوجين النباتى الجليكوجين الحيوانى فى أنه ذو درجة عالية من التفرع أكثر من الأميلوبكتين . ويحتوى على العديد من الروابط الداخلية بين السلاسل . وحيث أن الإنزيمات التى نوقشت سابقاً ليس بمقدورها أن تفكك تفرعات

الجليكوجين – لذلك يبدو من الأرجح أن الذرة السكرية تملك إنزيمات إضافية لتنجز أو تقوم بهذه الوظيفة (19) .

تحلل النشا Starch Degradation

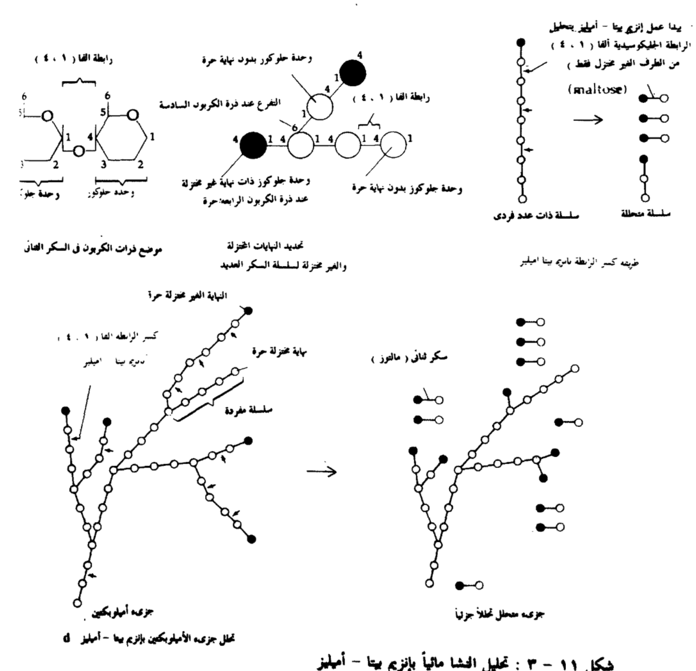
تعتبر إنزيمات ألفا و بيتا أميليز α- and β amylase ذات أهمية أساسية لتحليل النشا – ولقد وجدت الأميليزات omylases على نطاق واسع فى مختلف النباتات – وتمثل أحسن وسيلة لتحرك mobilization الكربوهيدرات المخزنة والاحتياطية فى النبات – والأميليزات هى إنزيمات تحليلية مائية hydrolytic enzymes تحفز إضافة عناصر الماء إلى الرابطة . الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) .

وإنزيم بيتا – أميليز β- amylase – وهو يوجد بكثرة ووفرة فى البذور أمكن عزله من العديد من النباتات – وتحضين هذا الإنزيم مع الأميلوز يترتب عليه التحليل الكامل للأميلوز إلى سكر المالتوز .

ويبدأ إنزيم بيتا – أميليز عمله التحليلى من الطرف الغير مختزل لجزىء الأميلوز الذى به عدد زوجى من وحدات الجلوكوز ويزيل البيتا – أميليز من هذا الطرف بالتتابع وحدات من المالتوز حتى يتم التحليل الكامل لجزىء الأميلوز إلى سكر المالتوز – وإذا حدث وكان جزىء الأميلوز يتكون من عدد فردى من وحدات الجلوكوز – فإن تحليل إنزيم البيتا – إميليز ينتج عنه تكوين سكر المالتوز (وحدتان من الجلوكوز) وجزىء واحد من المالتوترايوز (ثلاث وحدات من الجلوكوز) maltotriose . ويمثل المالتوترايوز الثلاث جزيئات الطرفية من الجلوكوز للطرف المختزل من جزىء الأميلوز .

وإذا حدث أن كان الجزىء الذى يحلله الإنزيم أميلوبكتين – فإن إنزيم بيتا – أميليز يستطيع أن يبدأ عمله من النهاية أو الطرف الغير مختزل لكل فرع من تفرعات الجزىء – ويزيل الإنزيم بالتتابع وحدات من سكر المالتوز حتى وحدتى الجلوكوز الخاصتين بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) والخاصة بنقطة التفرع – لاحظ شكل (١١ – ٣) .

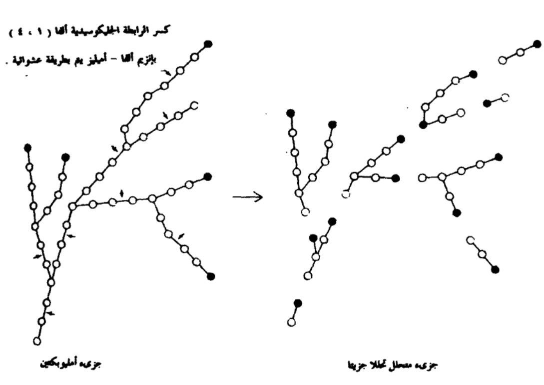
ودلت دراسة نشاط كل من ألفا – أميليز والبيتا – أميليز α- and β- amylase أن أسلوب العمل made of action لكل منهما مختلف تماماً – فيزيل إنزيم بيتا – أميليز وحدات من سكر المالتوز واحداً تلو الآخر من الطرف الغير مختزل لسلسلة مكونة من



شكل ١١ – ٣ : تحليل النشا مائياً بإنزيم بيتا – أميليز

وحدات الجلوكوز – بينما يهاجم إنزيم ألفا – أميليز أى رابطة جليكوسيدية من نوع ألفا (١ ، ٤) بطريقة عشوائية على جزىء النشا أى أن الإنزيم يمكنه أن يحلل الرابطة ألفا (١ ، ٤) عند كلا الطرفين أو فى وسط الجزىء .

وإذا هاجم إنزيم ألفا – أميليز سلسلة متفرعة – فإن الإنزيم يحلل جميع الروابط الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) α - 1,4- linkages حتى الثلاث وحدات الجلوكوز الخاصة بالرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α- 1,6- linkage أى نقطة التفرع وهى مثلث من ثلاث وحدات جلوكوز – لذلك تكون نواتج نشاط إنزيم ألفا – أميليز على النشا هى أنواع مختلفة من دكسترينات وسكرات أوليجو (لاحظ شكل ١١ – ٤) .



a. فعل عمل إنزيم ألفا – أميليز على جزىء الأميلوبكتين

وحدة جلوكوز بنهاية حرة غير مختزلة
وحدة جلوكوز ذات نهاية حرة
وحدة جلوكوز بدون نهايات حرة
تفرع عند ذرة الكربون السادسة

b. التركيبات المحتملة للدكسترين المحدود الناتج من تحلل الأميلوبكتين

شكل ١١ – ٤ : فعل (عمل) إنزيم ألفا – أميليز على الأميلوبكتين

عن : P. Bernfield 1951. Adv. Enzymol. 12 : 479.

وبالإضافة إلى نشاط إنزيمات ألفا ، وبيتا – أميليز – فإن إنزيم فسفوريليز النشا يمكنه أيضاً تحليل النشا عن طريق كسر الرابطة الجليكوسيدية مع دخول وحدة حمض فوسفوريك phosphorolytic cleavage للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ – ٤) α-1-4- glycosidic link وهكذا فإننا فى مناقشاتنا السابقة لتحليل النشا starch degradation قد تناولنا التحليل المائى والتحليل الفسفورى hydrolysis and phosphorolysis للرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٤) بإنزيمات ألفا وبيتا أميليز وفسفوريليز النشا ولايتم التحليل الكامل للأميلوبكتين بهذه المجموعة من الإنزيمات السابقة وذلك لوجود الرابطة الجليكوسيدية ألفا (١ – ٦) التى فى نقاط التفرع . ولقد عزل « إنزيم – ر » "R-enzyme" من الفول brood bean والبطاطس (17)- وكذلك عزل إنزيم أيزوأميليز isoamylase من الخميرة (20) – وكلا الإنزيمين لهما المقدرة على تحليل الروابط الجليكوسيدية ألفا (١ ، ٦) α-1,6 glycosidic linkoges أى أن هذين الإنزيمين متخصصان لتحليل الرابطة ألفا (١ ، ٦) ولا يحللان الرابطة ألفا (١ ، ٤) . وكما هو متوقع فإن نشاط إنزيمى ألفا وبيتا – أميليز فى تحليل الأميلوبكتين تزيد إلى حد بعيد فى وجود « إنزيم – ر » R-enzyme أو إنزيم الأميليز المشابة (أيزوأميليز) isoamylase . وباستثناء وجود سكر جلوكوز – ١ – فوسفات وهو ناتج تحليل النشا بإنزيم فسفوريليز النشا – فإن أبسط مركب تحليلى ينتج كنتيجة لنشاط الإنزيمات السابقة فى تحليل النشا هو سكر المالتوز ولكن سكر المالتوز ليس ميسوراً بسهولة للنبات . وحلت هذه المشكلة بإنزيم المالتيز maltase الذى له انتشار عام فى النباتات ويوجد المالتيز maltase عادة ملازماً لإنزيمات الأميليز (15) – ويقوم بتحفيز تحليل الرابطة الجليكوسيدية لسكر المالتوز منتجاً جزيئين من سكر الجلوكوز .

وعلى ذلك فإن الصورة الكلية العامة لتخليق وتحليل النشا تدريجيا degradation تبدأ بالجلوكوز وتنتهى أيضاً بالجلوكوز – وتشترك فى أيض أو تحولات النشا عدة إنزيمات – وأن النشاط المتوافق والمتناسق بين عدد من هذه الإنزيمات مع بعض مطلوب لتخليق أو تحليل جزىء النشا .

بناء وتحلل السليولوز Synthesis and Degradation of Cellulose

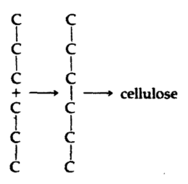
بناء السليولوز Cellulose Synthesis

على خلاف أيض النشا – فإن معلوماتنا عن أيض أو تحولات السليولوز محدوده

جداً – ومعظم معلوماتنا عن بناء السليولوز جاءت نتيجة للدراسات التى أجريت على البكتريا المنتجة للسليولوز من جنس أسيتوباكتر[١] (Acetobacter)

وعندما غذيت مزارع الأسيتوباكتر Acetobacter بالنواتج الوسطية الكربوهيدراتية المحتوية على كربون مشع -^{14}C كالجلوكوز مثلا (جلوكوز – ^{14}C) – فإن الكربون المشع وجد فى النهاية فى السليولوز – ومن الجدير بالذكر أن مصادر الكربون الأخرى خلاف الجلوكوز ممكن أن تستغل كمركبات وسطية فى بناء السليولوز (6) – وهذا يؤدى إلى اقتراح أن هناك عدة إنزيمات أو مجموعة إنزيمات تشارك فى عملية البناء – وبعبارة أخرى إذا أمدت بكتيريا الأسيتوباكتر Acetobacter بمواد كربوهيدراتية خلاف الجلوكوز (مثل المانيتول والجليسرين) – فإن الإنزيمات اللازمة لتحويل هذه الكربوهيدرات إلى جلوكوز لا بد أن تقوم بهذه العملية (التحويل) قبل أن يدمج كربون هذه المواد فى السليولوز .

وإذا غذيت بكتريا (Acetobacter acetigemum) بحمض اللاكتيك المشع فى مجموعة الكربوكسيل(-$^{14}COOH$) فإننا نجد أن الكربون المشع أدمج فى السليولوز . ويدل التوزيع المتماثل للكربون المشع فى وحدات الجلوكوز المكونة للسليولوز على أن الجلوكوز يتكون نتيجة اندماج وحدتين من المركبات المحتوية على ثلاث ذرات كربون (5) .



وتتابعت الأدلة التى تقترح أنه على الرغم من أن جزىء الجلوكوز لا يعانى من أى انشقاق سابق – إلا أن عملية فسفرته قبل اندماجه فى جزىء السليولوز قد تكون ضرورية (30) وعملت تجارب مهمة وشيقة على احتمال مشاركة جزىء جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) فى بناء السليولوز كما هو الحال فى بناء النشا – ولقد

---

(١) بكتريا حمض الخليك

وجد جلاسر Glaser (14) أن التحضيرات الإنزيمية المستقلة عن الخلية cell-free enzyme preparations والمحضرة من خلايا بكتريا(A.xylinum)لها المقدرة على بناء السليولوز فى وجود الجلوكوز المشع فى مركب جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات – ولكن استبدال الجلوكوز – ^{14}C- المشع بدلاً من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات يعطى نتائج سلبية .

ولقد وجد أن بناء السليولوز فى نظام يحتوى على جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات يزداد بدرجة ملحوظة بإضافة جزىء مستقبل acceptor molecule (سللودكسترين cellodextrin) إلى مخلوط النظام .

$$\text{UDPG + acceptor} \longrightarrow \text{UDP} + \beta\text{-1,4-glucosyl-acceptor}$$

والأبحاث الأكثر أهمية التى أجراها بروموند وجيبونز Brumond & Gibbons (7) – أقامت الدليل على أن المستحضر الإنزيمى المستقل عن الخلية free enzyme preparation والمحضر من نبات الترمس Lupinus albus[(1)] له المقدرة على بناء السليولوز من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات – وعلى الأقل فى بعض الأحيان فإن تخليق السليولوز يبدو أنه مشابه لتخليق النشا – ويحتاج الأمر إلى أبحاث أكثر فى هذه الوجهة من أوجه بناء السليولوز ولكن تبقى نظرية الجلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات ميكانيكية محتملة لاندماج الجلوكوز فى سلسلة السليولوز (32)

تحلل السليولوز Cellulose Degradation

ليست هناك حاجة للقول – أن تحلل السليولوز يشكل أحد الملامح الأساسية للبيئة فى هذا العالم – وإذا كان تحليل السليولوز غير ممكن – فإن البيئة سوف تمتلىء بالنباتات الميتة وسيكون هناك استنفاذاً كبيراً لثانى أوكسيد الكربون من الغلاف الجوى – ولقد أمدنا الله سبحانه وتعالى بأنواع مختلفة من الكائنات الحية الأقل رقياً والتى لها المقدرة على تحليل السليولوز وأهمها أنواع معينة من البكتريا والفطر . وتبعاً للدلائل المتاحة فإن التحليل الإنزيمى للسليولوز يتم عشوائياً على الرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) β-1,4- glycosidic linkage ونجدأن جزىء السليولوز يتحلل تدريجياً إلى سللودكسترينات

---

(١) الترمس المنزرع إسمه العلمى (Lupinus alaus) وهو النوع المنزرع فى مصر وبهذه المناسبة فإن كلمة (Lupinus) مشتقة من الكلمة اللاتينية (lupus) أى الذئب لتزيل قابلة النبات لإنهاك التربة أما كلمة (albus) فهى تعنى الأبيض ولذلك فقد يعرف باسم الترمس الأبيض أو الترمس المصرى Egyptian lupine

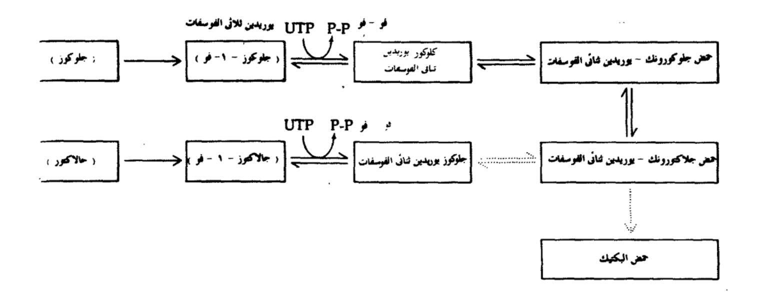
cellodextrins وفى النهاية يتحول إلى سللوبيوز cellobiose وهو سكر ثنائى يتكون من وحدتين من الجلوكوز – ومن الجدير بالذكر أن الإنزيمات المشتركة فى التحليل العشوائى للسليولوز إلى سللوبيوز لم توصف وتحدد حتى الآن ولكنها جمعت تحت الاصطلاح العام وهو سلليوليز cellulase .

والرابطة الجليكوسيدية بيتا (١ ، ٤) β- 1,4-link الخاصة بالسللوبيوز cellobiose تتحلل مائياً بواسطة إنزيم االسللوبييز cellobiase .

$$\text{cellulose} \xrightarrow{\text{cellulases}} \text{cellodextrins} \longrightarrow \text{cellobiose} \xrightarrow{\text{cellobiase}} \text{glucose}$$

بناء وتحلل المواد البكتينية Synthesis and Degradation of Pectic Substances

يعتقد بصفة عامة أن المسلك الأساسى لبناء المواد البكتينية يتم عن طريق جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) – ولقد دعم هذا الافتراض بالملاحظات التى وضحت أن كلاً من الجلوكوز والجالاكتوز galactose يشكلان مواداً جيدة لبناء حمض البكتيك – وأن كلاً من جلوكوز يوريدين ثنائى الفوسفات (UDPG) وجالاكتوز يوريدين ثنائى الفوسفات UDP-galactose لهما قابلية التحول بسهولة إلى بعضهما البعض – ويوضح شكل (١١ – ٥) المسلك المحتمل الذى عن طريقه يمكن أن يتخلق حمض البكتيك – ومن هذا المسلك نستطيع أن نرى أن أيا من الجلوكوز أو الجالاكتوز يمكنه أن يدخل فى بناء حمض البكتيك – وكل التفاعلات المبينة أُثبت حدوثها فى النباتات فيما عدا إندماج حمض الجلاكتورونك من حمض الجلاكتورونك – يوريدين ثنائى الفوسفات فى سلسلة حمض البكتيك – ومع ذلك فإن هذه الخطوات الأخيرة تبدو أنها افتراض منطقى خصوصاً فى ضوء مشاركة جلوكوز – يوريدين ثنائى الفوسفات فى تخليق السكرات العديدة polysaccharides الأخرى مثل النشا والسليولوز – ومجاميع الميثيل methyl groups التى توجد فى المواد البكتينية مؤسترة (فى صورة استر esterified) مع مجاميع الكربوكسيل الخاصة بوحدات الجلالكتورونك – ويعتقد أن هذه المجاميع يغذيها ويساهم بها المثيونين methionine عن طريق مركب "كب – أدينوسيل – ميثيونين" S-adenosylmethionine – ولقد أقيم الدليل على أن مركب "كب – أدينوسيل – مثيونين" نشط فى نقل مجاميع الميثيل . والتحليل المائى للرابطة ألفا (١ ، ٤) الموجودة فى المواد البكتينية يحفزه إنزيم بولى جلاكتورونيز البكتين pectin polygalacturonase – أما التحليل



شكل ١١ - ٥ : المسلك المحتمل لتمثيل حمض البكتيك .

المائى الإنزيمى لروابط الأستر الميثيلية methy lester bonds فيحفزه إنزيم ميثيل إستيريز البكتين pectin methyl esterase

إنيولين Inulin

قبل أن نترك مناقشة الكربوهيدرات - يجب أن نذكر الإنيولين inulin وهى مادة مخزنة توجد بكثرة فى نباتات العائلة المركبة والمصادر الجيدة للإنيولين على وجه الخصوص هى درنات الداليا dahlia tubers والطرطوفة Serusalem artichoke والشيكوريا (الهندباء) chicory ويعتقد أن الأنيولين عبارة عن بلمر غير متشعب unbranched polymer يتكون من ٣٥ وحدة من الفركتوز مرتبطة مع بعض برابطة بيتا - (٢ ، ١) β- 2,1- linkage - ولكن يعطى التحليل المائى للإنيولين كمية صغيرة من الجلوكوز - ويعتقد أن جزىء الأنيولين يحتوى على وحدتين من الجلوكوز أحدهما تكون فى مكان ما فى مركز جزىء الأنيولين أما الأخرى فتوجد عند الطرف المختزل لسلسلة الجزىء معطية بذلك رابطة مشابهة لنوع الرابطة فى سكر السكروز .

ويوضح الرسم التالى التركيب الجزيئى للإنيولين وفيه تظهر وحدات متكررة من متبقيات الفركتوز fructose residues – وتركت وحدتا الجلوكوز من أجل التبسيط .

inulin (~35 fructose units)

وتقترح الدلائل المتاحة أن تخليق الإنيولين يتم عن طريق نقل سكر الفركتوز من جزىء السكروز إلى جزىء مستقبل

$$\text{glucose-fructose} + \text{glucose-(fructose)}_n \rightleftharpoons \text{glucose-(fructose)}_n\text{-fructose} + \text{glucose}$$

ولقد وجدت الإنزيمات المحللة للرابطة بيتا (٢ ، ١) فى الطرطوفة (11) ويبدو أن هذه الإنزيمات تقوم بعملها لنقل الإنيولين المخزن والذى يستخدم أثناء تزريع sprouting درنات الطرطوفة . واكتشف نوع آخر من السكرات العديدة القصيرة السلسلة يتكون من وحدات الفركتوز مرتبطة بصفة أساسية برابطة بيتا – (٢ ، ٦) β-2,6- linkage يوجد فى العائلة النجيلية Graminal family وسميت هذه السكرات العديدة باسم ليفانات Levans وهى تشبه الإنيولين تنتهى بمتبقى السكروز فى إحدى نهايتيها .

الأسئلة

١١ - ١ ما هو المعنى الواضح لاصطلاح الكربوهيدرات ؟

١١ - ٢ أذكر الثلاث فئات الكبرى للكربوهيدرات ؟ ما هى أسس كل فئة ؟ معطياً مثلاً لكل منها

١١ - ٣ ما هو تناسق هاورث Haworth للسكر ؟

١١ - ٤ إلى أى فئة من الفئات الأساسية للكربوهيدرات ينتمى كل من سكر الفا - م جلوكوز وبيتا - م - جلوكوز ؟ وفى أى من السكرات العديدة يوجد هذان السكران ؟ وما هى أوجه الخلاف بين هذه السكرات العديدة من الناحية الكيميائية والوظيفية وأماكن وجودها فى الخلايا النباتية ؟

١١ - ٥ أذكر أسماء بعض سكرات الأوليجو الشائعة فى النباتات وهل يمكنها الانتقال داخل النبات ؟

١١ - ٦ أذكر المادة الكيميائية التى تشكل المكّون الأساسى للمركبات البكتينية - وهل هذه المادة كربوهيدراتية ؟ وأين يتفاعل الكالسيوم على جزىء البكتين ؟

١١ - ٧ أذكر أسماء بعض مكونات الخشب الكيميائية ؟

١١ - ٨ أذكر أسماء بعض الإنزيمات المشتركة فى تخليق النشا وما هو مكان وجودها فى الخلية النباتية ؟

١١ - ٩ وضح خصائص التفاعلات التى يحفزها إنزيما ألفا - أميليز وبيتا - أميليز ؟

١١ - ١٠ ما هى إنزيمات السليوليزات cellulases - وهل تنتج الجلوكوز مباشرة - أم أن هناك إنزيمات أخرى تشترك فى هذه العملية ؟

قراءات مقترحة

Akazawa, T. 1976. Polysaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Bohinski, R.C. 1979. *Modern Concepts in Biochemistry*, 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon.

Dennis, D.T., and J.A. Miernyk. 1982. Compartmentation of nonphotosynthetic carbohydrate metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:27–50.

Gander, J.E. 1976. Mono- and oligosaccharides. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.

Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.

McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.

Preiss, J. 1982. Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:431–454.

Robinson, T. 1967. *The Organic Constituents of Higher Plants*, 2nd ed. Minneapolis, Minn.: Burgess Publishing.

Shannon, J.C. 1978. Physiological factors affecting starch accumulation in corn kernels. *Thirty-Third Ann. Corn and Sorghum Res. Conf.*

White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.

الفصل الثانى عشر



صبغات وتركيب جهاز التمثيل الضوئى

Pigments and Structure of Photosynthetic Apparatus

صورة إلكترونية دقيقة للبلاستيدة الخضراء من ورقة البرسيم الحجازى alfalfa (*Medicago sativa*) التكبير × ٢٢٨٠٠.

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, Univeristy of Massachusetts.



يعتمد استمرار وجود النباتات ككائنات حية على كفائتها فى اصطياد وتحويل ونقل وتخزين واستهلاك الطاقة – وتعتبر الشمس هى مصدر كل صور الطاقة فى غلافنا الحيوى Biosphere – والنباتات الخضراء عن طريق جهاز التمثيل الضوئى المحكم والمتقن فإنها تمتص طاقة الضوء المرئى visible light وتحولها إلى : (١) طاقة كيميائية (فى الروابط الكيميائية) فى المركب الكيمائى الغنى بالطاقة وهو أدينوزين ثلاثى الفوسفات (ATP) Adenosine triphosphate (٢) وإلى قوة اختزالية Reducing power فى صورة المرافق الإنزيمى المختزل نيكوتين أميد أدينين داى نيكلتيد فسفات Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate ($NADPH + H^+$) – وهذان المركبان يقودان التفاعلات المؤدية إلى تحويل ثانى أكسيد الكربون إلى المواد الكربوهيدراتية والتى تمثل مصدراً للطاقة فى الخلية وتشكل مواد خام لتخليق البروتين والدهون والمركبات النباتية الأخرى . وتحدث عملية التمثيل الضوئى والتى نربطها عادة بإنتاج المواد الكربوهيدراتية ، فى جهاز التمثيل الضوئى (البلاستيدة الخضراء) وهو مجهز بطبقات معقدة من الأغشية والصبغات – ويأسر أو يصطاد الطاقة الضوئية ويحولها إلى طاقة كيمائية chemical energy – وسنبدأ دراستنا لعملية التمثيل الضوئى بدراسة الصبغات التى تلعب دوراً فى هذه العملية وارتباطها بتركيب الأغشية أى أغشية التمثيل الضوئى photosynthetic membrane أو البلاستيدات الخضراء chloroplasts

الصبغات المشتركة فى عملية التمثيل الضوئى

Pigments Involved in Photosynthesis

من الصعب أن يتصور الإنسان أن توجد أو تنشأ الحياة بدون امتصاص وتحويل الطاقة الإشعاعية إلى طاقة كيمائية . لذا قال العالم جلاس Glass (23) "أن الحياة هى ظاهرة كيميوضوئية" والمركبات الأكثر أهمية "photochemical phenomenon" فى تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية فى النبات هى الصبغات التى توجد داخل البلاستيدات الخضراء (أو حاملات الصبغات "chromatophores") ويبدأ الضوء عملية التمثيل الضوئى من خلال هذه المكونات والعضيات.

صبغات الكلوروفيل (اليخضور)[١] Chlorophyll Pigments

تعتبر الكلوروفيلات ، تلك الصبغات الخضراء فى النباتات ، من أهم الصبغات النشطة فى عملية التمثيل الضوئى . ويمكننا تمييز تسعة أنواع منها على الأقل هى : كلوروفيلات أ ، ب ، جـ ، د ، هـ (chlorophyll, a, b, c, d, and e) ، والكلوروفيلات البكتيرية (bacteriochlorophylls a and 6) وكلوروفيلاتالكلوروبيوم[٢] ٦٥٠ ، ٦٦٠ (Chlorobium chlorophylls 650 and 660) (2, 14) .

ويعتبر كلاً من كلوروفيلى أ ، ب من أكثرها معرفة وسيادة ويوجدان فى جميع الكائنات ذاتية التغذية autotrophic organisms فيما عدا البكتريا المحتوية على الصبغات pigment-Contaring bacteria ومن الجدير بالذكر أن كلوروفيل ب لا يوجد فى كل من الخضراء المزرقة والبنية والحمراء – ولون كلوروفيل آ اخضر مزرق اما كلوروفيل ب فإن لونه أخضر مصفر . وتوجد كلوروفيلات جـ ، د ، هـ فقط فى الطحالب وتكون مختلطة مع كلوروفيل أ . أما الكلوروفيل البكتيرى أ ، ب ، وكلوروفيل الكلوروبيوم فتوجد فى بكتريا « الضوء تمثيلية » photosynthetic bacteria .

يتركب جزىء كلورفيل أ[٣]من حلقة بورفيرين[٤] porphyrin ring ، ومن المعروف أن البورفيرين يتكون من أربع حلقات من البيرول cyclictetrapyrrolic ، وتحتوى فى وسطها على ذرة مغنسيوم وتمتد من إحدى حلقات البيرول الأربع سلسلة كحول الفيتول[٥] phytol chain . والرمز الكيمائى العام للكلوروفيل هو $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ أما تركيبه الجزيئى فيظهر فى شكل ١٢ – ١ .

---

(١) Chlorophyll كلمة لاتينية ذات مقطعين : الأول Chloro وتعنى الأخضر الضوئى (أى الساطع) light green ، والمقطع الثانى phyll تعنى الورقة leaf وبالتالى إذا ما نسخت عربياً فإنه يمكن أن يقال عنها « أخضر الورقة » إلا أن علماء اللغة العربية فى المجمع اللغوى اتفقوا على تسميته باليخضور أما الشائع بين المشتغلين بعلم النبات فهو الكلوروفيل منسوخاً عن اللاتينية (لذلك وجب التنويه) .

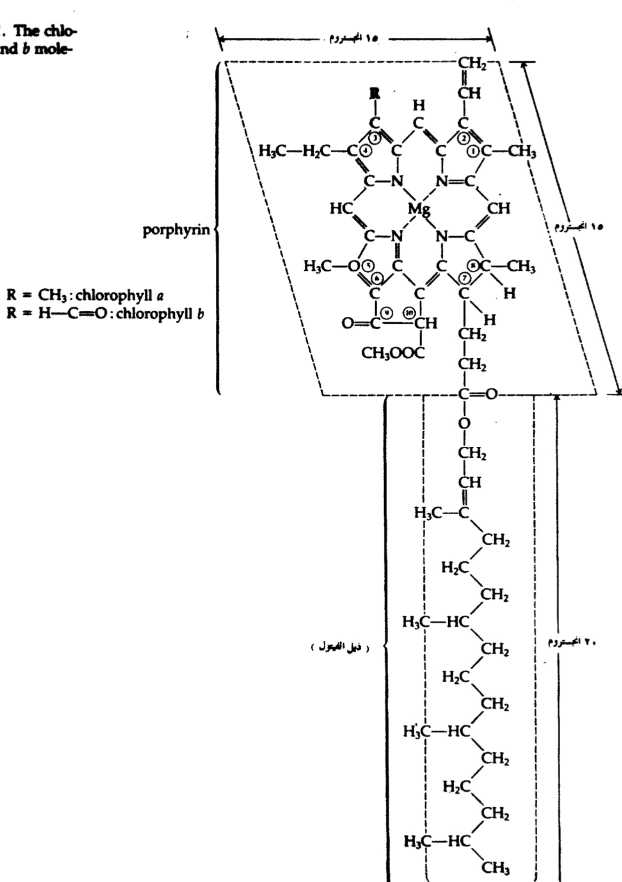
(٢) إحدى أجناس البكتريا التى تتبع Schizomycetes واسم الجنس يعنى عربياالبكتريا الملونة .

(٣) يشابه كلورفيل ب نفس التركيب عدا بعض الاختلافات الطفيفة (أنظر شكل ١٢ – ١)

(٤) حلقة البورفيرين حلقة مركبة من حلقات أى أنها حلقة مركبة وليست بسيطة وحلقة البيرول رمزها العام ك ٤ يد ٤ ن أما الحلقة المركبة والتى تعرف بالبوروفيرين porphyrins فهى كلمة يونانية تعنى الأرجوانى p urple لأن العديد من هذه المركبات التى تحتوى على هذه الحلقة يكون لونها أحمر أرجوانى red-purple

(٥) قد تعرف باسم مجموعة الفيتيل phytyl group وكلمة phyt (o) كلمة يونانية تعنى النبات أى المجموعة النباتية تمييزاً عن هيموجلوبين الدم

12–1. The chlo-
yll *a* and *b* mole-

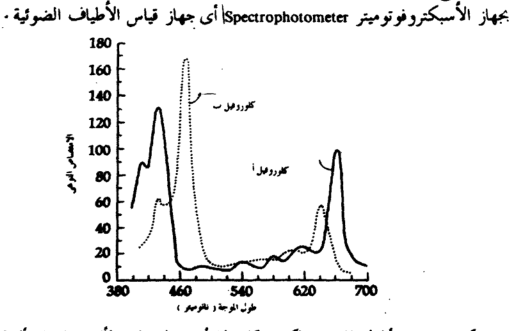


شكل ١٢ - ١ : جزيء كلوروفيل أ ، ب

وترتبط سلسلة الفيتول برابطة استر (ester) مع مجموعة الكربوكسيل لذرة الكربون السابعة فى حلقة البيروفيرين. ويتكون كحول الفيتول من سلسلة طويلة كارهة للماء Hydrophobic chain تحتوى على رابطة زوجية واحدة . ويعتقد أن الفيتول ينتج بنفس طريقة الكحولات الأيضية للكاروتين وربما يكون مشتقاً من فيتامين أ (Vitamin A) ويمتد الفيتول إلى داخل أغشية البلاستيدات الخضراء ويتفاعل مع جزيئات الدهن الكارهة للماء . والفرق بين كلوروفيل أ ، ب يتركز فى ذرة الكربون الثالثة من حلقة البورفيرين – حيث يتصل بها مجموعة ميثيل (CH_3) فى كلوروفيل أ ، أما فى كلوروفيل ب فيتصل بها مجموعة ألدهيد (HC=O) .

وبالإضافة إلى هذه الفروق الكيميائية البسيطة توجد فروق أخرى فى أطياف الامتصاص Absorption spectra – وطيف الامتصاص هو قياس لدرجة امتصاص المادة للضوء ذى الألوان المختلفة ، أى ذو أطوال الموجات المختلفة . وطيف الامتصاص يدل على العلاقة بين الامتصاص Absorbance – والذى قد يعبر عنه بالحرف (A) أو الكثافة الضوئية Optical density (OD) أو Absorption أو الامتصاص النوعى specific absorption أو الانطفاء extinction – وبين طول الموجة الضوئية wavelength المقدرة بالنانوميتر[1] (nm) (nanometer). وحيث أن طيف الامتصاص يعتمد على التركيب الاليكترونى الخاص للمادة وبالتالى خواص الامتصاص الضوئية للمادة ، لذلك فقد استخدمه العلماء بدرجة كبيرة من الدقة واعتمدوا عليه فى الكشف عن المواد المختلفة .

ويوضح شكل (١٢ – ٢) أطياف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ و ب كما قدر بجهاز الأسبكتروفوتوميتر Spectrophotometer أى جهاز قياس الأطياف الضوئية .



شكل ١٢ – ٢ : أطياف الامتصاص لكل من كلوروفيل أ ، ب المستخلص بالأثير (خلاصات أثيرية) ether extracts

(١) النانوميتر وحدة قياس طولية تعادل ١/١٠٠٠ من الميكرون أو ١/مليون من المليمتر

يُظهر كل من كلوروفيل أ و ب دروات امتصاص Absorption maxima فى المنطقة الزرقاء – البنفسجية والمنطقة الحمراء البرتقالية من الطيف المرئى أو المنظور visible spectrum . لاحظ أن أقل امتصاص لكل من كلوروفيل أ وب يكون أو يحدث فى المنطقة الخضراء والصفراء أى الموجات من ٥٠٠ – ٦٠٠ نانوميتر . وتعطى أطياف الامتصاص دليلاً غير مباشر وإشارة أو مغزى لأطوال الموجات الضوئية التى تمتص وتكون فعالة فى عملية التمثيل الضوئى .

وأطياف الامتصاص التى ذكرناها سابقاً تختص بمستخلص الكلوروفيل فى المذيبات العضوية – وتختلف أطياف الامتصاص للكلوروفيل عند قياسها أو تقديرها فى الأوراق الحية In vivo فى مكانه وموضعه الطبيعى – كذلك تختلف أطياف الامتصاص للكلوروفيلات تبعاً للمذيب المستخدم فى الاستخلاص – كذلك تختلف ذروات الامتصاص absorption peaks ببضع نانوميترات تبعاً لمصدر الكلوروفيل المستخلص من الأنواع النباتية المختلفة .

تمثيل الكلوروفيل Chlorophyll Synthesis

لم يستطع العلماء حتى الآن أن يحسموا بطريقة قاطعة كيفية تخليق الكلوروفيل ومركبات بورفيرين الحديد iron porphyrin داخل الخلايا الحية ولكن على أية حال فإن دراسات العديد من الباحثين على أيض مركبات الهِيم Heme والكلوروفيل – وعلى خطوات البناء الحيوى لمركبات البورفيرين قد كشفت عن العديد من خطوات هذه المركبات ذات الأهمية العظمى .

ويوجد اتفاق عام بين العلماء على أن أولى خطوات البناء الحيوى للكلوروفيل تبدأ بالمرافق الإنزيمى أ – لحمض السكسنيك أو « سكسنيل كوإنزيم أ » "Succinyl CoA" وهو أحد مركبات دورة كربس الوسطية – بتكاثفه مع الحمض الأمينى الجليسين glycine – ويتكاثف هذان المركبان ويعطيان مركباً غير ثابت هو حمض ألفا أمينو – بيتا كيتو أديبك α- amino β keto adipic acid ويحدث لهذا الحمض نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation فيعطى حمض جاما – أمينو ليفيولينيك δ amino levulinic acid ويلزم لحدوث هذا التفاعل توفر المرافق الإنزيمى فوسفات البيرويدوكسين pyridoxal phosphate (بيريدوكسال فوسفات) وإنزيم بناء حمض جاما – أمينو ليفيولينيك (21, 31) أو δ- amino levulinic acid synthetase . ومن الجدير بالذكر أن هناك دليلا قويا على أن الضوء يلعب دوراً ما فى تخليق هذا الحمض أى أن التخليق يتم عن.

طريق وساطة الضوء . وبعد هذه الخطوة السابقة يتم تكثيف Condensation جزيئين من حمض جاما – أمينو ليفيولينيك فى وجود الإنزيم الخاص بنزع الهيدروجين من الحمض وهو دى هيدروجينيز حمض جاما – أمينوليفيولينك δ - amino levulinic acid de - hydrogenase فيتكون مركب بورفوبيلينوجين porphobilinogen وهو مركب وحيد البيرول monopyrrol وفى هذا التفاعل يتم فقد جزيئين من الماء – ولقد أثبت العلماء وجود هذا التفاعل التكثيفى فى مستخلصات طحلب الكلوريلا chlorella وأوراق السبانخ (25) ومستخلصات أوراق الشعير النامية فى الظلام أى ذات الشحوب الظلامى (26) etiolated وكذلك أوراق الفاصوليا (33) .

وبعد الخطوة السابقة يتم تخليق مركب يوروبوفيرينوجين – ٣ أى Uroporphyrinogen-III من أربع جزيئات من مركب يورفوبيلينوجين – يقوم بهذا التفاعل إنزيمان إنزيم تخليق يوروبورفيرينوجين Uroporphyrinogen Synthetase وإنزيم تخليق يوروبور فيرينوجين – ٣ المعاون أو المرافق Uroporphyrinogen- III- Cosynthetase ولقد اكتشف هذان الإنزيمان وكذلك مركب يوروبورفيرينوجين – ٣ فى العديد من المواد النباتية (9) .

بعد ذلك يقوم إنزيم نزع مجموعة الكربوكسيل الخاص Uroporphyrinogen decarboxylase بنزع مجموعة الكربوكسيل من الأربع مركبات حمض الخليك من المركب الأخير وهو يوروبورفيرينوجين – ٣ فينتج مركب كوبرو بورفيرينوجين – ٣ أى Coproporphyrinogen-III وهذا المركب تحت الظروف الهوائية وفى وجود إنزيم الأكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل الخاص وهو Coproporphyrinogen Oxidative decarboxylase يعطى مركب بروتوبورفير ينوجين – ٤ protoporphyrinogen IX والذى بأكسدته يتم الحصول على مركب البورفيرين – ٤ الأولى أى protoporphyrin IX « البروتو بورفيرين – ٤ » وهذا المركب يرتبط بالمغنسيوم ويعطى مركب [مغ – بروتوبورفيرين – ٤] Mg- protoporphyrin- IX ويقوم إنزيم الاستريز الخاص وهو Mg- protoporphyrin methyl esterase فيتكون مركب [استر وحيد الميثيل كمركب المغنسيوم – بورتوبورفيرين – ٤] أى Mg- protoporphyrin IX monomethyl ester ويعتقد أن المانح donor لمجموعة الميثيل فى هذا التفاعل هو مركب [كب – أدينوسيل – ميثونين] S- adenosyl methionine. أما الخطوات التالية بعد ذلك والمؤدية لتخليق الكلوروفيل تشمل تحويل مركب Mg-prtoporphyrin IX monomethyl ester إلى مركب البروتوكلوروفلليد أو الكلوروفلليد الأولى protochlorophyllide .

ومن الجدير بالذكر أن الكلوروفيل لا يتم تخليقه فى بادرات النباتات مغطاة البذور angiosperm إذا أنبتت ونمت فى الظلام (شحوب ظلامى etulated) ويكون اللون السائد فى هذه النباتات ذات الشحوب الظلامى الأصفر المخضر ويعزى ذلك لوجود الكاروتنويدات مختلطة بكميات مختلفة من الكلوروفيلليد الأولى والكلوروفيل الأولى protochlorophyllide & protochlorophyll .

والخطوة التالية فى تخليق الكلوروفيل هى إضافة كحول الفيتول إلى مركب الكلوروفيلليد الأولى فيتكون الكلوروفيل الأولى أو البروتوكلوروفيل والذى يعتبر المنشأ الوسطى immediate precursor لكلوروفيل – أ وتوجد أدلة مقنعة أخرى تدل على أن المنشأ المباشر لكلوروفيل – أ هو مركب كلوروفيلليد – أ "أى chlorophyllid a" وأظهر العديد من الباحثين (1, 19, 20, 42, 57) أنه عند تعريض بادرات النباتات ذات الشحوب الظلامى للضوء فإن البروتوكلوروفيلليد يختزل ضوئياً ويتكون مركب كلوروفيلليد – أ (chlorophyllide a) – لاحظ أن الاختزال الضوئى يتم عن طريق إضافة ذرتين من الهيدروجين لذرتى الكربون رقم ٧ ، ٨ فى مركب البروتوكلوروفيلليد . وتشمل آخر خطوات تخليق كلوروفيل أ أسترة كحول الفيتول مع كلوروفيلليد أ فيتكون كلوروفيل أ – ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الكلوروفيلليز chlorophyllase . ويعتقد كثير من الباحثين على الرغم من أن ذلك لم يحسم بصفة قاطعة أن كلوروفيل ب يتكون أو يتخلق من كلوروفيل أ(7, 9, 53) .

ومن الجدير بالذكر أن خطوة الاختزال الضوئى (أى ضرورة وجود الضوء) لمركب البروتوكلوروفيلليد إلى كلوروفيلليد أ ضرورية ولا غنى عنها للنباتات مغطاة البذور حتى يتم تمثيل الكلوروفيل . أما فى النباتات معراة البذور وبعض السراخس والعديد من الطحالب فإن تخليق الكلوروفيل بجميع خطواته كاملة تتم فى الظلام عن طريق النشاط الإنزيمى ولا يلزم توفر الضوء . وأظهرت أبحاث سودينا Sudyina (56) على العديد من النباتات عاريات البذور إن خطوات تخليق الكلوروفيل تكون واحدة فى الضوء أو الظلام . وعلى العموم فإن بعض الباحثين اقترحوا أن خطوة تخليق حمض جاما – أمينو – ليفيولينيك يلزمها الضوء حتى تتم – لذا فإنه ربما يكون الفرق بين الخطوات الحيوية لبناء الكلوروفيل فى معراة البذور عن مثيلاتها فى مغطاة البذور يكون فى مراحل بناء الكلوروفيل الأولى وهى خطوة بناء حمض جاما – أمينو – ليفيولينيك (14) ، وهى الخطوة التى يلزم توفر الضوء لحدوثها .

فى الخلايا الحية توجد علاقة وثيقة بين الكلوروفيل والبورفيرينات الحاملة للمعادن

metal- porphyrins مثل صبغة الدم (الهيم Heme) والسيتوكرومات cytochromes — والفرق بين الكلوروفيل وتلك المركبات الأخرى هو أن الكلوروفيل يحتوى على المغنسيوم وسلسلة الفيتول الجانبية أما الهيم والسيتوكرومات فإنها تحتوى على الحديد وليس لها ذيل من الفيتول ويعتقد أن هذه المركبات لها نفس الخطوات التمثيل حيوية[1] .

$$\underset{\text{glycine}}{HOOC-CH_2-NH_2} + \underset{\text{succinyl CoA}}{HOOC-CH_2-CH_2-C(=O)-S-CoA} \longrightarrow \underset{\alpha\text{-amino-}\beta\text{-ketoadipic acid}}{HOOC-CH(NH_2)-C(=O)-CH_2-CH_2-COOH}$$

pyridoxal phosphate

δ-aminolevulinic acid synthetase

$\downarrow \; CO_2$

$$\underset{\delta\text{-aminolevulinic acid}}{H_2C(NH_2)-C(=O)-CH_2-CH_2-COOH}$$

$$\text{2 molecules } \delta\text{-aminolevulinic acid} \xrightarrow[H_2O]{\delta\text{-aminolevulinic acid dehydrase}} \text{porphobilinogen} \xrightarrow{\text{4 molecules}}$$

porphobilinogen: pyrrole ring (N–H) bearing CH_2-CH_2-COOH, CH_2-COOH and CH_2NH_2

(١) التشابه بين التركيب والتمثيل للهيم والكلوروفيلات والسيتوكرومات إحدى الدعائم الأساسية لوحدة نشأة الكائنات الحية ، كلمة هيم heme يونانية تعنى الدم blood .

$A = -CH_2-COOH$
$P = -CH_2-CH_2-COOH$

uroporphyrinogen I synthetase
uroporphyrinogen III cosynthetase
$-4NH_3$

P A A P NH HN NH HN A A P P

uroporphyrinogen III

uroporphyrinogen decarboxylase
$4CO_2$

$M = -CH_3$

P M P NH HN NH HN M P P

coproporphyrinogen III

coproporphyrinogen oxidative decarboxylase
O_2 $2CO_2$ $4H$

$V = -CH{=}CH_2$

V M M V NH HN NH HN M M P P

protoporphyrinogen IX

6H

V M M V NH N N HN M M P P

protoporphyrin IX

$\xrightarrow{Mg}$ Mg-protoporphyrin IX $\xrightarrow[\text{Mg-protoporphyrin methyl esterase}]{\text{S-adenosyl methionine}}$

V M M V N N Mg N N M M P

CH_2

CH_2

$C{=}O$

OCH_3

Mg-protoporphyrin IX
monomethyl ester

Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester → protochlorophyllide

protochlorophyllide → (phytol) → protochlorophyll

protochlorophyllide → (light, 2H) → chlorophyllide *a*

protochlorophyll → (light, 2H) → chlorophyll *a*

chlorophyllide *a* → (chlorophyllase, phytol) → chlorophyll *a*

V, M, M, M, P, CH_3, CH_2, N, Mg, O, C, H_3CO

protochlorophyllide

chlorophyllide *a*

CH_2, CH, CH_3, H_3C, H, $H_{39}C_{20}O$

chlorophyll *a*

صبغات الكاروتنويدات Carotenoid pigments

الكاروتنويدات هى مركبات دهنية واسعة الانتشار فى الحيوانات والنباتات ويتدرج لونها من الأصفر إلى الأرجوانى[1] purple وتنتشر الكاروتنويدات بتركيزات مختلفة فى جميع النباتات الراقية تقريباً ، وكذلك فى العديد من الكائنات الدقيقة بما فيها الطحالب الحمراء والخضراء وبكتريا التمثيل الضوئى والفطريات (24). ولقد عزل العالم Wackenroder عام ١٨٣١ م أول أفراد مجموعة الكاروتنويدات وهو الكاروتين Carotene من جذور نبات الجزر carrot roots ومنه اشتق الاسم .

وظل الأمر كما هو حتى بعد عام ١٩٢٥ م حيث استطاع العديد من الباحثين أمثال كارور ، جوكر ، ليدرير وكوهين وزخمستر Karrer, Jucker, Lederer, Kuhn, Zechmeister تحديد التركيب الكيمائى لبعض الكاروتنويدات بدقة. وتعتبر الكاروتنويدات الموجودة طبيعياً مشتقات لمركب الليكوبين Lycopene وهى صبغة حمراء توجد فى ثمار الطماطم والعديد من النباتات الأخرى ، وتتكون من سلسلة مستقيمة من الهيدروكربونات الغير مشبّعة – وهذه السلسلة تتكون من وحدتين متماثلتين طبق الأصل ومتصلتين مع بعض برابطة زوجية بين ذرتى الكربون ١٥ ، ١٥ . والرمز الكيمائى العام لليكوبين هو ($C_{40}H_{51}$) – ويتكون من ثمانى وحدات من الأيزوبرين isoprene units و رمزه $C(CH_3 - CH = CH_2$ =. وهكذا فإننا نجد أن الكاروتنويدات تتكون من ثمانى وحدات من الإيزوبرين – ونورد هنا ثلاث أنواع مختلفة من الكاروتنويدات مع تركيباتها الجزيئية وهى الليكوبين lycopene ، ألفا كاروتين α- carotene ، البيتا – كاروتين β- carotene

lycopene

α-carotene

---

(١) اللون الأرجوانى ، هو اللون الذى يقع بين الأحمر والأزرق بدرجاتهم المختلفة وقد يعرف بين العامة بالموف .

β-carotene

ويعتبر البيتا كاروتين β-carotene من أكثر الكاروتنويدات وأهمها وجوداً وانتشاراً فى أنسجة النباتات ولونه أصفر برتقالى ويختلط به الفا كاروتين α-carotene عادة بنسب تتراوح بين صفر – ٣٥٪ والفرق الكيمائى بين ألفا – كاروتين وبيتا – كاروتين يتلخص فى أن البيتا – كاروتين يحتوى على حلقتين من حلقات بيتا – أيونون β ionone ring أما الفا – كاروتين فإنه يحتوى على حلقة من ألفا – أيونون وحلقة من البيتا – أيونون – لاحظ الفرق بين الحلقتين كما هو موضح بالرسم .

α-ionone ring

β-ionone ring

والكاروتنويدات التى تتكون فقط من الكربون والهيدروجين تسمى كاروتينات carotenes – أما التى تحتوى على الكربون والهيدروجين والأوكسيجين فتسمى الزنثوفيلات Xanthophylls – وعلى هذا الأساس فإن أفراد مجموعة الكاروتين ينتهى اسمها بالمقطع (ene-) وأفراد مجموعة الزنثوفيل ينتهى اسمها بالمقطع (- in) . والزنثوفيلات أوسع انتشاراً ووجوداً فى الطبيعة من الكاروتينات – وفى الأوراق الخضراء النامية فإن تركيز الزنثوفيلات إلى الكاروتينات يكون فى حدود ٢ : ١ (24) ويوضح جدول (١٢ – ١) مجموعة الزنثوفيلات الكبرى (المهمة) الموجودة فى الأوراق الخضراء .

جدول ١٢ - ١ : الزنثوفيلات الكبرى الموجودة فى الأوراق الخضراء .
Source : Date from Goodwin (1960) Reprinted with permission المصدر ١٩٦٠

صبغة	التركيب	الكمية النسبية من الكمية الكلية
cryptoxanthin	3-hydroxy-β-carotene	4
lutein	3,3-dihydroxy-α-carotene	40
zeaxanthin	3,3-dihydroxy-β-carotene	2
violaxanthin	5,6,5',6'-diepoxyzeaxanthin	34
neoxanthin	$C_{40}H_{56}O_4$ لم يعرف التركيب الكيماوى بالضبط	19

الكمية النسبية تمثل النسبة المئوية من الكمية الكلية للزنثوفيلات الموجودة فى الأوراق الخضراء .

والكاروتنويدات مثل الكلوروفيل توجد فى البلاستيدات الخضراء وفى حاملات اللون (الكروماتوفيرات) chromatophores (13, 60, 61) – كمعقدات أو مركبات بروتينية غير ذائبة فى الماء water insoluble protein complexes – ويعتبر التوجيه الخاص specific orientation للكاروتنويدات بالنسبة للكلوروفيل داخل النظام الغشائى للبلاستيدات الخضراء ذات أهمية فى عملية التمثيل الضوئى .

الدور المحتمل للكاروتنويدات فى النباتات

Probable Role of Carotenoids in Plants

تركزت معظم الدراسات السابقة على الدور الفسيولوجى للكاروتنويدات حول علاقتها بفيتامين« أ »والتغذيةالحيوانية أما فى السنوات الحديثة فقد وجه العلماء انتباههم إلى الدور المحتمل أن تلعبه الكاروتنويدات فى النبات ، ويوجد دوران على الأقل قد أقيم الدليل عليهما وهما :

١ – وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية **photooxidation** .

٢ – امتصاص ونقل الطاقة الضوئية إلى كلوروفيل« أ »

وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية

Protection Against Photooxida ion of Chlorophyll

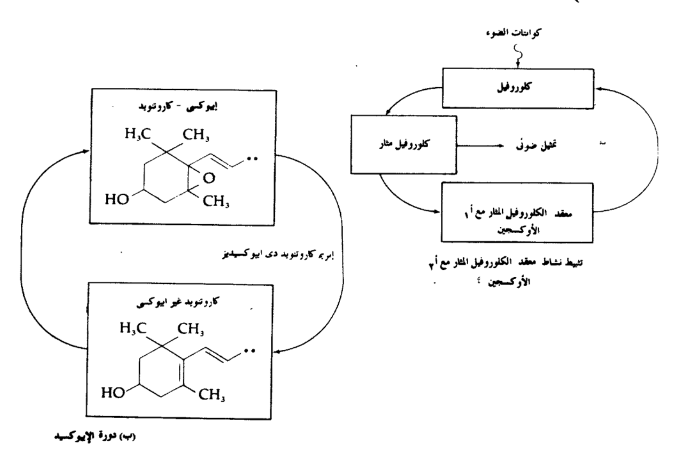
تعتبر الطفرة الخضراء المزرقة من طحلب (Rhodopseudomonas spheroides) من الوجهة العملية خالية من الكاروتنويدات ، لذا فإنها تعانى من الأكسدة الضوئية للكلوروفيل . وهذه الطفرة تنمو وتمثل ضوئياً تحت الظروف اللاهوائية (50) . أما الطفرة الخضراء الشاحبة من طحلب (chlamydomonas) فخالية من الكاروتنويدات تماماً . وكما هو متوقع فإن هذه الطفرة يجب أن تنمو فى الظلام تماماً وتموت إذا نمت فى الضوء (50) . فى الواقع عدد قليل من الطفرات الكلوروفيللية الذى ينقصها الكلوروفيل هى فى الواقع طفرات كاروتنويدية ينقصها الكاروتنويدات . والظاهرة السابقة الذكر أدت إلى اقتراح أن الكاروتنويدات تقى الكلوروفيل من التحطيم .

وحماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية تحدث أيضاً فى النباتات الراقية ، على الأرجح ، فعلى سبيل المثال إذا عُرضت بادرات طفرة الذرة البيضاء — ٣ (mutant white seedling -3) وهى طفرة خالية من الكاروتنويدات (36) إلى الظروف الهوائية والضوء ، فإنها تخلق الكلوروفيل . ولكن إذا طالت مدة الإضاءة ، فإن الكلوروفيل يتحطم ، مما يدل على أن الطفرة لها المقدرة على تخليق الكلوروفيل لكنه يتحطم بالضوء (34) ، والدليل على أن الكلوروفيل يتحطم بالأكسدة الضوئية ، أنه عند إضاءة البادرات فى جو من النيتروجين ، فإن الكلوروفيل لا يتحطم . ولقد أقيم الدليل على أثر الكاروتنويدات الواقى للكلوروفيل من الأكسدة الضوئية فى طفرات عباد الشمس أيضاً .

ويعتقد العديد من الباحثين أن أثر الكاروتنويدات فى وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية يرجع إلى أنها تسلك أو تعمل كمواد لها الأفضلية فى عمليات الأكسدة التمثيل ضوئية photosynsitized oxidations ولقد تقدم بالاقتراح السابق كالفن Calvin فى عام ١٩٥٥ م (12) ثم أخيراً كل من سستروم وجريفس واستينر Sistrom, Griffiths & Stanier فى عام ١٩٥٦ م (54) . ولقد اقترح العلماء السابق ذكرهم أن الكاروتنويدات تتأكسد إلى مركبات الأيبوكسيد epoxides من خلال تحفيز الضوء لتكوين تلك المركبات (epoxides) عن طريق تكوين رابطة زوجية ، وبعد ذلك تختزل الكاروتنويدات الايبوكسيدية فى الظلام عن طريق تفاعل إنزيمى . ولقد اقترح لوندا جارد (39) Lundegarth بناءاً على أدلته ، أن الضوء يحفز تحويل الكاروتين carotene إلى زانثوفيل xanthophyll فى البلاستيدات الخضراء المعزولة من السبانخ .

ولقد استطاع بامجى وكرينسكى Bamji & Krinsky (3) بدراساتهما على الإيوجلينا[١] (Eugelena gracilis)إقامة الدليل على وجود تفاعل اختزالى (دى ايبوكسى) يحدث فى الظلام Dark reductive deepoxidation لمركب ايبوكسى – كاروتنويد epoxy-carotenoid ليكون مركب غير ايبوكسى – كاروتنويد nonepoxy-carotenoid ويحفز هذا التفاعل إنزيم carotenoid deepoxidase (كاروتنويد دى ايبوكسيديز) . ومن الجدير بالذكر أن التفاعل العكسى أى تكوين مركب ايبوكسى – كاروتنويد epoxy- carotenoid قد وجد أيضاً فى الإيوجلينا(E. gracilis) تحت الضوء والأوكسجين الجزيئى .

وأدت هذه النتائج بالعالم كرينسكى Krinsky (35) إلى اقتراح وجود دورة ايبوكسيد epoxide cycle تكون وظيفتها حماية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية (لاحظ شكل ١٢ –٣) .



شكل ١٢ – ٣ : دورة الايبوكسيد وإيقاف نشاط معقد [الكلوروفيل المثار – والأوكسيجين]

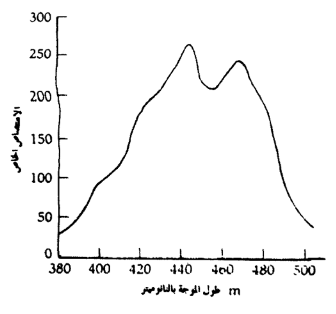
---

(١) الإيوجلينا كائنات حية دنيئة ربما تعتبر حلقة وصل بين الكائنات النباتية والحيوانية فيوجد بها صبغات التمثيل الضوئى – وقد تفقد السوط ، أو الذنب ، فى هذه الحالة ، أو تكون مذنبة وتفقد صبغاتها وهى تعمل كحيوانات أولية فى هذه الحالة (أى غير ذاتية التغذية) فى غياب الضوء .

وفى هذه الدورة فإن الكلوروفيل الذى نشط أو أثير نتيجة لامتصاصه الطاقة الضوئية يعود إلى حالته الأصلية بعد مشاركته فى تفاعلات التمثيل الضوئى – وقد يحدث أن يرتبط هذا الكلوروفيل المثار أو المنشط بالأوكسجين الجزيئى مكوناً مركب أو معقد يؤدى إلى أكسدته أكسدة ضوئية – ومركب (الكلوروفيل المثار – الأوكسيجين) ممكن تثبيط أو إيقاف نشاطه وبذلك لا يتأكسد الكلوروفيل ضوئياً – عن طريق ارتباط الأوكسيجين مع مركب [كاروتنويد – غير ايبوكسى] nonepoxy- carotenoid والذى يؤكسد ويعطى مشتقات ايبوكسيدية للكاروتنويد epoxide- carotenoid derivative ويعاد تكوين مركب [كاروتنويد – غير ايبوكسى] عن طريق المشتق (كاروتنويد – ايبوكسى) epoxy- carotenoid derivative من خلال تفاعل إنزيمى ظلامى يحفزه الإنزيم الخاص وهو carotenoid deepoxidase أى كاروتنويد – دى ايبوكسيديز (لاحظ الدورة) .

نقل الطاقة إلى الكلوروفيل Transfer of Energy to Chlorophyll

يستند توقعنا إلى أن للكاروتنويدات دوراً ما فى عملية التمثيل الضوئى إلى وجودها فى جميع الأنسجة التى تقوم بهذه العملية وعلى أى حال فإن هذا الدور لا بد أن يكون ثانوياً – حيث أن الأنسجة الغنية بالكاروتنويدات والخالية من الكلوروفيل لا تستطيع أن تقوم بعملية التمثيل الضوئى ، ويبدو أن الطاقة الضوئية الممتصة بالكاروتنويدات تنتقل إلى كلوروفيل أ أو (الكلوروفيل البكتيرى أ) حيث تستغل فى عملية التمثيل الضوئى ، ولقد حصل الباحثون على دليل قوى يؤيد هذا الاقتراح ، فقد بينوا أن امتصاص



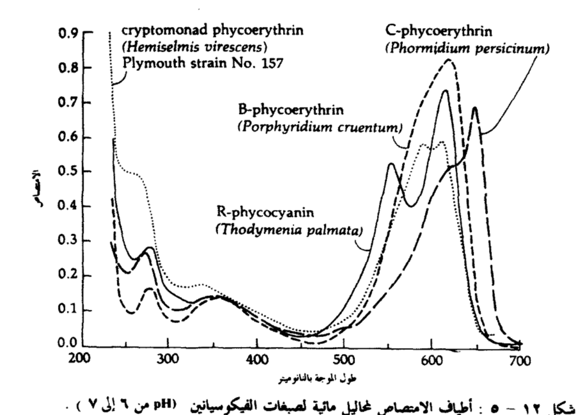
شكل ١٢ - ٤ : طيف الامتصاص ليتا – كاروتين فى مذيب الهكسان
From F. Zschelle et al. 1942. Plant Physiol. 17: 331.

الكاروتنويدات للطاقة الضوئية يسبب القيّة أو لصف الكلوروفيل fluorescence of chlorophyll ويوضح شكل (١٢ - ٤) طيف الامتصاص لبيتا - كاروتين β- carotene

صبغات الفيكوبلينات Phycobilins

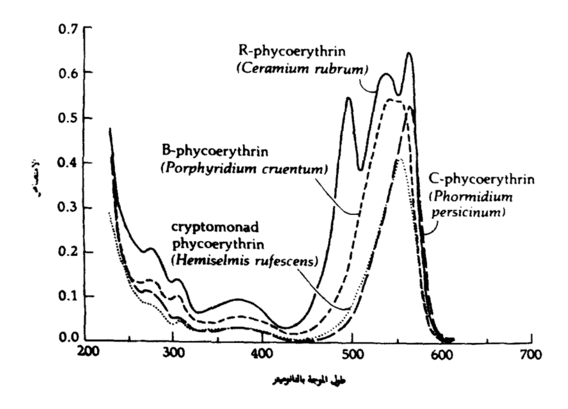
توجد مركبات البليبروتين الحمراء red biliprotein وتسمى فيكواريثرين phycoerythrins - وكذلك توجد مركبات البليبروتين الزرقاء blue biliprotein وتسمى فيكوسيانين phycocyanins بكثرة فى الطحالب والبكتيريا التى تقوم بالتمثيل الضوئى . ويسمى الشطر الحامل للون chromophore moiety فى مركبات البيلبروتين باسم فيكوبلين phycobilin ويكون متصلاً اتصالاً وثيقاً بالبروتين مما يجعل دراسة خواص الفيكوبلين فى صورته النقية أمراً صعباً جداً وترتب على ذلك أن أغلب معلوماتنا عن هذه الصبغات نتجت من دراسات تمت على مركب أو معقد الصبغة مع البروتين .

وأطياف الامتصاص لصبغات الفيكوبلين ذات أهمية خاصة إذا أخذنا فى الاعتبار أن الفيكوبلين له نشاط فى نقل الطاقة الضوئية إلى الكلوروفيل لاستغلالها فى التمثيل الضوئى من شكل (١٢ - ٥) ، (١٢ - ٦) نرى أن صبغات الفيكوسيانين phycocyanin والفيكواريثرين phycoerythrin تمتص الضوء بكفاءة فى مجال من أطوال الموجات الضوئية التى لا يمتصها الكلورفيل - ويعتبر هذا من الأسباب التى تجعلنا نعتبر أن صبغات الكاروتنويدات والفيكوبلينات نشطة فى امتصاص الطاقة الضوئية التى تستغل فى التمثيل الضوئى ومن ثم نشير إليها على أنها الصبغات المساعدة accessory pigments لأن دورها فى التمثيل الضوئى دوراً غير مباشراً - أى أن الطاقة التى تمتصها *هذه الصبغات تنتقل إلى الكلوروفيل قبل أن تكون فعالة أو تستغل فى التمثيل الضوئى* - وهذه الصبغات المساعدة تعطى ذروات لصف fluorescence peaks تتداخل مع بعضها البعض overlap - وهذا التداخل مهم لنظام انتقال الطاقة فى جهاز التمثيل الضوئى (الكلوروبلاستيدات) . ومن الممكن الحصول على دليل تجريبى يدل على مشاركة الصبغات المساعدة بجانب الكلوروفيل فى عملية اقتناص الطاقة الضوئية وذلك بمقارنة طيف الامتصاص absorption spectrum لنبات أو نسيج أو خلية أو صبغة ما مع طيف العمل أو الفعل أو النشاط action spectrum لعملية التمثيل الضوئى .



شكل ١٢ – ٥ : أطياف الامتصاص لمحاليل مائية لصبغات الفيكوسيانين (pH من ٦ إلى ٧) .

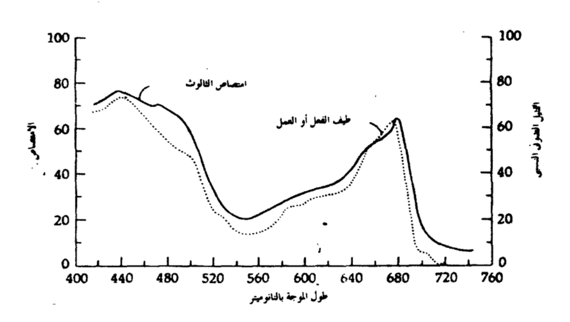
From R.A. Lewin, ed 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York · Academic Press: Reprinted by permission



شكل ١٢ – ٦ : أطياف الامتصاص لمحاليل مائية لصبغة الفيكواريثرين (pH من ٦ إلى ٧).

From R.A Lewin, ed. 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. New York: Academic Press. Reprinted by permission.

وطيف العمل أو النشاط action spectrum هو مقياس يوضح كفاءة أو معدل العملية الفسيولوجية (التى يلزمها الضوء) على موجات الضوء المختلفة الأطوال وذات الكثافة الضوئية الواحدة .



شكل ١٢ -٧ : يوضح أطياف الامتصاص والعمل (النشاط) لثالوث الطحلب الأخضر (Ulva taeniata) ويلاحظ أن عملية التمثيل الضوئى تكون نشطة على موجات طولها ٤٨٠ - ٥٠٠ نانوميتر - مما يوضح أن هناك نقلاً لبعض الطاقة من الكاروتنويدات إلى الكلوروفيل .

Reproduced from F. Haxo and L. Blinks. The Journal of General Physiology, 1950, 33: 389 by copyright permission of the Rockefeller University Press.

وبمقارنة طيف الامتصاص لصبغة ما لطيف العمل لعملية ما - يدلنا على مشاركة هذه الصبغة فى العملية أم لا - فمثلاً طيف الامتصاص للكلوروفيل يشابه بدرجة كبيرة طيف العمل (النشاط) لعملية التمثيل الضوئى فى أغلب الأنسجة النباتية - وبمقارنة أطياف الامتصاص بأطياف العمل لخلية أو نسيج ما نحصل على دلائل أو معلومات تفيد أو توضح ما إذا كانت هناك صبغات أخرى بجانب الكلوروفيل تشارك فى العملية الفسيولوجية التى يحفزها أو يلزمها الضوء . وشكل (١٢ - ٧) يوضح مثل هذه المقارنة .

ويوجد هناك شك حول المكان الحقيقى لصبغات الفيكوبلين - فمثلاً تحتوى الطحالب الحمراء على كلوروبلاستيدات أما الطحالب الخضراء المزرقة وقسم الطحالب

الأولية[١] algal division Cryptophyta فإنها تحتوى على تركيب غشائى حر free lamellar structure أى غير محدد بغشاء كلوربلاستيدى (غلاف) . ويقترح جيراند (22) Girand أن صبغات الفيكوبلين توجد وتتركز فى الحشوة أو السدى Stroma للبلاستيدات الخضراء . وأظهرت أبحاث بيجوراد Begorad وآخرون (8, 11) باستخدام الميكروسكوب الإليكترونى على التركيب الغشائى للعديد من الطفرات لطحلب (Cyanidium caldarium) وهذه الطفرات ينقصها صبغات الفيكوبلين – إن أغشية النوع البرى من الطحلب (غير مطفور) ليست أسمك من أغشية الطفرات التى لا تحتوى على الفيكوبلين مما يدل على أن هذه الصبغات لا توجد فى التركيب الغشائى بل توجد فى الحشوة (السدى) stroma وهذا يعتبر دعماً لملاحظات جيراند Girand وأظهرت أبحاث جانت وكونتى Gantt & Conti (18) على الطحلب الأحمر (Porphyridium cruentum) إن صبغات الفيكوبلين لا توجد حرة فى الحشوة أو السدى matrix (stroma) للبلاستيدات الخضراء ، بل توجد متصلة بأغشية هذه البلاستيدات ، وفى هذا الطحلب توجد صبغة الفيكواريثرين phycoerythrin على هيئة حبيبات صغيرة small granules ومتصلة بالأغشية بترتيب على درجة عالية من الانتظام . وعلى الرغم من أن هذه الحبيبات من الممكن أن تكون ريبوزومات لكن الدلائل توضح أنها أكبر منها فى الحجم ولا تظهر الترتيب الخاص بالريبوزومات المرتبطة بالأغشية – كذلك فهذه الحبيبات تكون مقاومة للاستخلاص بإنزيم الريبونيكليز Ribonuclease (RNase) ومن الجدير بالذكر أن حبيبات صبغات الفيكوبليين قد لوحظت أيضا فى بعض الطحالب الحمراء الأخرى .

وقد وجد جانت وكونتى Gantt & Conti(16, 17, 18) أنه فى الطحالب التى تكون فيها صبغة الفيكوسيانين phycocyanin هى الصبغة السائدة من مجموعة الفيكوبلين phycobilin – فإن الصبغة لا توجد على هيئة حبيبات بل تكون موجودة على هيئة صفوف من القطع المفككة أو سلاسل من الأقراص الرقيقة – وقد لوحظ هذا النوع من الترتيب فى فطر(P. aerugineum)– وهو فطر يحتوى على الفيكوسيانين كصبغة سائدة (موجودة بكمية كبيرة بالنسبة للصبغات الأخرى من مجموعة الفيكوبلين) – واطلقوا على هذه الأقراص أو القطع اصطلاح فيكوبليزومات phycobilisomes .

---

(١) أى الطحالب ذات التكاثر الخفى وقد بطلت هذه التسمية الآن .

الكلوروبلاستيدات (البلاستيدات الخضراء)[١] chloroplasts

تحدث عملية البناء الضوئى من بدايتها حتى نهايتها داخل البلاستيدات الخضراء وهى إحدى العضيات السيتوبلازمية ذات التركيب الهندسى المعقد – وتوجد الكلوروبلاستيدات فى الطحالب الخضراء green algae والنباتات الحزازية Bryophytes والنباتات الوعائية vascular plants – ولكن لا توجد فى الفطريات والطحالب الخضراء المزرقة والبكتريا الممثلة ضوئياً – فى هذه البكتريا توجد الصبغات فى تراكيب غشائية تسمى حاملات اللون chromatophores ، أما فى الطحالب الخضراء المزرقة فتوجد الصبغات إما على الأغشية أو داخلها .

تركيب البلاستيدة الخضراء Chloroplast Structure

يمكن مشاهدة البلاستيدات الخضراء بسهولة بالميكروسكوب الضوئى كعضيات متباينة فى الحجم (٤ إلى ٦ ميكرون فى القطر) ومتباينة أيضاً فى الشكل (كروية إلى بيضية round to oval) ، إلا أن تركيب البلاستيدات الخضراء الدقيق لا يمكن تمييزه إلا بالميكروسكوب الالكترونى (أنظر شكل ١٢ – ٨) .

ولاستعراض ملخص عن محتويات البلاستيدات الخضراء فإنه يمكن بإيجاز أن نوضح أن هذه المحتويات محاطة تماماً بنظام غشائى مزدوج double membrane (أو الغلاف envelope) . هذه الأغشية مستمرة بدون أى ثقوب أو أى جزيئات منتظمة ملتصقة بها (50) قد لاحظ العلماء أن هذا الغلاف ، كما هو الحال فى معظم الأغشية الخلوية الأخرى اختيارى النفاذية differentially permeable . فعلى سبيل المثال لاحظ مودراك Mudrack (43) أن البلاستيدات الخضراء لنبات الكرينم (Agapanthus umbellatus)[٢] يحدث لها بلزمة plasmolyzed وإنعكاس للبلزمة deplasmolyzed بنفس الأسلوب كما هو الحال فى الغشاء البلازمى الخلوى plasmolemmea عند تعريضها لمحاليل لها جهود أزموزية مختلفة .

والبلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية تحتوى على أغشية الجرانا أو البذيرات أو الحبيبات grana lamella والتى تكون فائقة التنظيم أو الترتيب وتحدث بها التفاعلات الكيموضوئية لعملية التمثيل الضوئى . وفى القطاع العرضى تظهر أغشية البذيرات أو الحبيبات مزدوجة

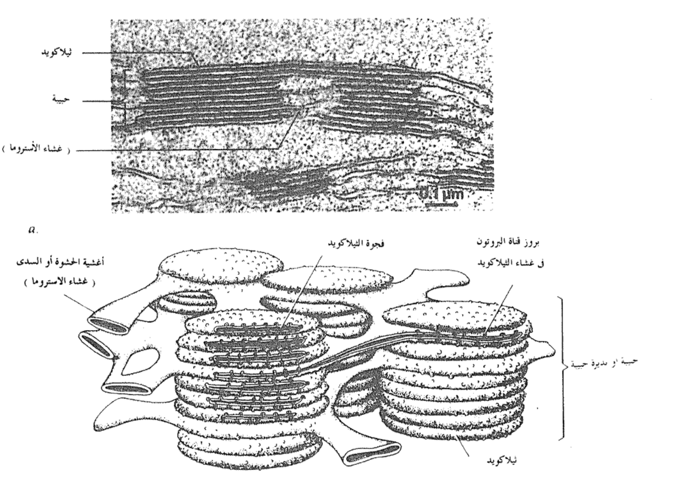
---

(١) الكلوروبلاست chloroplast كلمة لاتينية من شقين تعنى الأجسام الخضراء .

(٢) الكرينم من نباتات الزينة الذى يزرع من أجل أزهاره وهو نبات مصنف مائى يتبع العائلة النرجسية Amaryllidaceae وقد يعرف إسمه العلمى أيضاً (Crinum africanum) .

وتكون ذات تُركيب يشبه الكيس أو الجراب Sac like structure ويسمى الثيلاكويدات (ثيلاكويد) thylakoids وترتبط بعض الثيلاكويدات مع بذرة أخرى (granum) عن طريق أغشية داخل الحشوة أو السدى (Stroma) وتسمى هذه الأغشية التى تربط بين البذيرات (الحبيبات) بأغشية الحشوة أو السدى stromal lamella (لاحظ الفصل الأول) ومن الجدير بالذكر أن البذيرات (الحبوب) لا توجد فى البلاستيدات الخضراء للطحالب - وفى الطحالب الخضراء المزرقة فإن الأغشية توجد فى السيتوبلازم بدون غلاف يحددها وفى مثل هذه الحالات فإن صبغات البلاستيدات الخضراء توجد موزعة أو منتشرة بانتظام وبكثافة واحدة على أو فى داخل الأغشية وصبغات الفيكوبلين توجد فى الفيكوبليزومات phycobilisomes متصلة أو ملتصقة بالأغشية (شكل ١٢ - ١٩) .

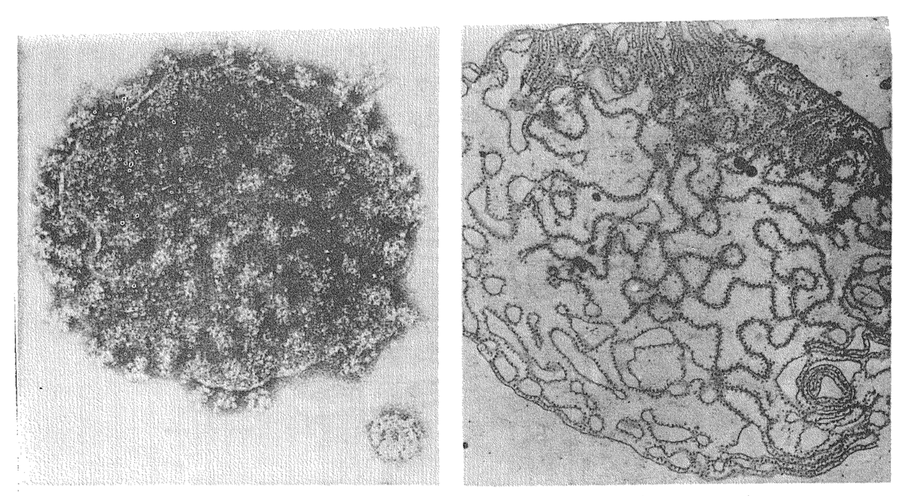
أما فى البلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية فإن الصبغة توجد فى الأغشية فقط . وتوجد فى الحشوة كذلك قطيرات الدهن ، حبوب النشا وحويصلات بالإضافة إلى النظام الغشائى السابق شرحه . وتوجد فى حشوة البلاستيدات الخضراءالخاصة بالطحالب مراكز تكوين النشا (البيرونويد) pyrenoids وبعض البقع الحلقية eye spots . ولقد اعتبرت الكوانتوزومات quantosoms سابقاً أنها الوحدة الأساسية للتمثيل الضوئى basic photosynthetic unit والكوانتوزوم عبارة عن دقائق كروية مطمورة فى الأغشية الفسفوليبوبروتينية للثيلاكويدات - ونحن نذكرها هنا لأن بعض الكتب الحديثة ما زالت تشير إليها على أنها الوحدة الأساسية للتمثيل الضوئى - وفى رأينا أن هذه الكونتوزومات لا تشكل وحدات تمثيل ضوئية فعالة - لأنها ليست من الكبر بدرجة تسمح لها أن تحتوى أو تشمل على جميع المركبات والمكونات اللازمة لحدوث عملية التمثيل الضوئى بالكامل وليست كذلك وحدات تمثيلية ضوئية تتمتع بالاستقلال سواء فى داخل الكائن الحى in vivo أو فى خارجه in vitro .



(أ) صورة بالميكروسكوب الإليكترونى لاثنين من البذيرات (الحبيبات) وثيلاكويدات الحشوة من بلاستيدة خضراء فى النسيج الوسطى لورقة البرسيم الحجازى (قوة التكبير × ٦٧,٤٠٠ مرة) .

(ب) تركيب ثلاثى الأبعاد للبذيرات والأغشية البلاستيدية لاحظ الثيلاكويدات التى يشبه تركيبها رقائق الورق **waferlike structure**

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, The University of Massachusetts.



شكل ١٢ - ٩ : (أ) قطاع فى البلاستيدة الخضراء لطحلب (Porphyriduim cruentum) لاحظ وجود الفيكوبليزومات Phycobilisomes واتصالها بالجانب الخارجى للأغشية - ولا تكون متصلة بغلاف الكلوروبلاستيدة - قوة التكبير × ١٥,٧٠٠ مرة .

(ب) الحبيبات الخاصة فى البلاستيدات الخضراء لطحلب (P.cruentum) وقد كبرت بدرجة كبيرة - وهذه الحبيبات تتكون من تحت وحدات صغيرة ولكنها واضحة - قوة التكبير × ١٦٤,٠٠٠ مرة .

From E. Gantt and S.F. Conti. 1967. Brookhaven Symp. Biol. 19:393 Photo cuourtesy of E. Gantt, Smithsonian Radiation Biology Laboratory.

أصل (منشأ) البلاستيدات الخضراء و تكوينها

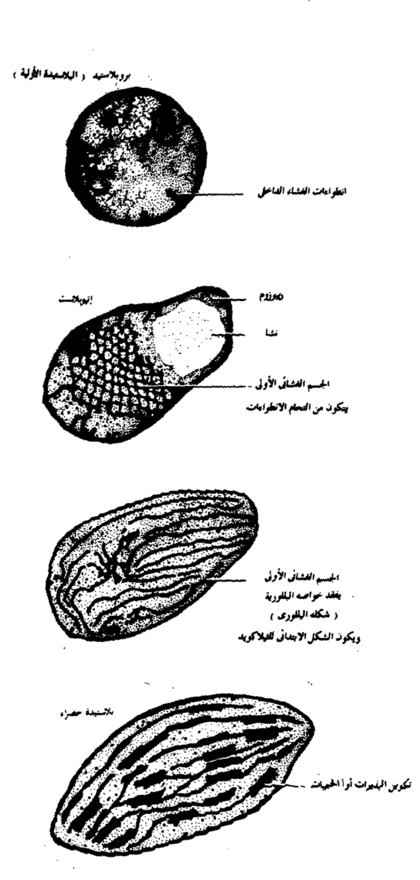
Chloroplast Origin and Formation

تدل البراهين الحالية بقوة على أن البلاستيدات لا تتخلق من جديد بدون أصل سابق لها de novo – بل تنشأ وتتخلق من بلاستيدات موجودة أصلاً وتسمى البروبلاستيد proplastid (البلاستيدة الأولية) وتنشأ البلاستيدات الملونة chromoplasts العديمة اللون leucoplasts من انقسام البروبلاستيدات المنقولة من جيل إلى جيل فى سيتوبلازم الخلايا البيضية egg cells – ويبدو أن إنتاج البلاستيدات يسير مع انقسام الخلايات فى مرحلة النمو الابتدائى لجسم النبات – ونستطيع أن نستنتج أن البلاستيدات يحدث لها إنقسام بدليل أن البلاستيدات التى لا تنتج الكلوروفيل تعطى أيضاً بلاستيدات خالية من الكلوروفيل – زد على ذلك أن العلماء (47) لاحظوا انقسام البلاستيدات الخضراء الكاملة التكوين فى النباتات الراقية – ومن الجدير بالذكر أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على حمض دى اوكسى ريبونيكليك DNA الدائرى وعلى حمض ريبونيكليك RNA وهما غير مشابهين للأحماض النووية (DNA & RNA) الموجودة فى جينوم الخلية cell genome .

وهذه الحقائق تؤدى إلى اقتراح أن البلاستيدات لها بعض الاستقلال وليس استقلالاً كاملاً – فى الضبط والسيطرة على نظام تمثيل بروتين خاص .

ويوجد تشابه مدهش بين البلاستيدات الخضراء والميتوكوندريا وهما من عضيات السيتوبلازم – فكلاهما يتكون بصفة أساسية من معقدات ليبوبروتينية وكلاهما يحتوى على إنزيمات التنفس والصبغات وينتجان جزىء ATP وكلاهما يتكاثران فى العدد فى الخلية ويحاطان بغشاء مزدوج وكذلك يحتويان على نظام غشائى داخلى ولهما أحماض نووية خاصة وهذه التشابهات تدل على أن هذين العضيين يرتبطان بعلاقة قوية وثيقة وتعطى العلماء فرصة للتخيل واقتراح أن الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء كانتا مستقلتين وتتكاثران تكاثراً ذاتياً ثم غزيا الخلايا البدائية وعاشا فيها معيشة تكافلية داخلية .
داخلية .

ويعتبر فون فيتسين Von Wettstein (58) أول من تتبع بالميكروسكوب الإليكترونى تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء من بداية مراحل البروبلاستيدة المبكرة حتى تكوين الكلوروبلاستيدة الكاملة النمو أو الناضجة – وكما هو موضح فى شكل (١٢ – ١٠) فإن المراحل يمكن توضيحها كالآتى :



شكل ١٢ – ١٠ : تكشف أو تطور البلاستيدات الخضراء .

١ – تتكون الحويصلات vesicles فى المراحل المبكرة للبروبلاستيدة – وتنشأ هذه الحويصلات كنفطات أو تبلولات blebs من الغشاء الداخلى للبروبلاستيدة .

٢ – تتصل الحويصلات مع بعضها البعض وترتب نفسها فى طبقات .

٣ – يزداد التحام والنمو السطحى للأغشية القرصية المتكونة .

٤ – يمكن تمييز الخواص المميزة للأغشية فى هذه المرحلة .

٥ – يحدث انقسام أو تكاثر للأغشية يكون نتيجته تكوين نظام غشائى متصل بدرجة ما .

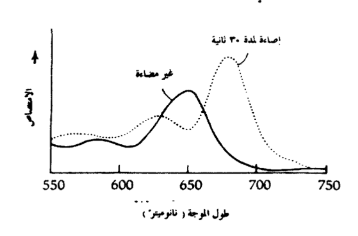
٦ – يحدث تكشف وتكوين البذيرات (الحبيبات) grana ويجدر أن نذكر أنه ليس من الضرورى أن تنشأ جميع البلاستيدات الخضراء مباشرة من البروبلاستيدات – فمثلاً أغلب البلاستيدات الخضراء الموجودة فى خلايا النسيج الوسطى للورقة Mesophyll تنشأ من انقسام البلاستيدات الخضراء الناضجة أى الكاملة النمو عند نمو الأوراق – زد على ذلك أن إنتاج هذه البلاستيدات الخضراء التى فى النسيج الوسطى تكون تحت سيطرة الضوء – فى هذا الخصوص فإن الموجات الحمراء والزرقاء هما أكثر الموجات فعالية فى إنتاج البلاستيدات الخضراء الخاصة بالنسيج الوسطى.

النظام الغشائى وتكوين الكلوروفيل Lamellar System and Chlorophyll Formation

عندما تنمو بادرات النباتات كاسيات البذور فى الظلام فإنها تستطيل بدرجة ملحوظة ويكون لونها أصفر شاحباً ويرجع هذا اللون إلى وجود صبغة الكاروتنويدات وغياب صبغة الكلوروفيل وهذه النباتات ذات الشحوب الظلامى etiolated التى تكون شاحبة وضعيفة – تحتوى على بروبلاستيدات proplasts تسمى إتيوبلاستيدات etiolated (البلاستيدات الشاحبة) وفيها تتركز صبغة الكاروتنويدات فى أغشية الغلاف المزدوج وفى أغشية الحشوة stroma lamella المشتتة – هذا بالإضافة إلى أن الأغشية الداخلية تكون على هيئة قنوات مرتبة كعيون الشبكة ويسمى الجسم الغشائى الأولى prolamellar body .

ملحوظة : يوجد الجسم الغشائى الأولى فى البروبلاستيدات للنباتات النامية فى الضوء أيضاً . ولا تحتوى الإتيوبلاستيدات على البذيرات (الحبيبات) حيث أن الضوء يلزم وجوده لتخليق الكلوروفيل والأغشية . وبمجرد التعرض للضوء يختفى الجسم

الغشائى الأولى ويبدأ تخليق الكلوروفيل وكذلك تبدأ تكوين البذيرات - ونحن نعرف منذ وقت مضى أن وجود الكلوروفيل يكون ضرورياً لتكوين الأغشية وأن وجود أو عدم وجود الكاروتنويات ليس له تأثر ملحوظ على تكوين البلاستيدات الخضراء (50) ويمكن تتبع التغيرات المبدئية التي تحدث فى أوراق النباتات ذات الشحوب الظلامى عند تعرضها للضوء وذلك بفحص أطياف الامتصاص لنسيج الورقة قبل وبعد التعرض للضوء (10) وشكل (١٢ - ١١) يوضح لنا أن البروتوكلورفيلليد protochlorophyllide الموجود فى أوراق الذرة ذات الشحوب الظلامى يختزل إلى كلوروفيلليد chlorophayllide وهو الأصل المباشر للكلوروفيل وذلك عند تعريض الأوراق للضوء .



شكل ١٢ - ١١ : طيف الامتصاص لأوراق الذرة ذات الشحوب الظلامى قبل وبعد تعرضها للضوء لمدة ثلاثون ثانية - ذروة الامتصاص قبل التعريض تكون على موجة طولها ٦٥٠ نانوميتر وذلك بسبب وجود مركب [بروتوكلوروفيلليد - بروتين] أى هلوكروم Holochrome وعند الإضاءة فإن البروتوكلورفيلليد اختزل إلى كلوروفيلليد .

From L. Bogorad. 1967. Chloroplasts tructure and development. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., Harvesting the Sun-Photosynthesis in Plant Life. New York: Academic Press. Reprinted by permission.

ويعتقد بعض العلماء (10, 59) أن الاختزال الضوئى للبروتوكلورفيلليد يرتبط بحدوث التغيرات المورفولوجية المبكرة لتكوين النظام الغشائى .

ودلت أبحاث جاسمان وبوجورد Gassman & Bogorad (19, 20) على أن الضوء لا يلزم فقط لاختزال البروتوكلورفيلليد بل يزيد أيضاً من معدل تخليق حمض جاما - أمينو - ليفيولينيك amino levulinic acid (ALA) - وهو من أصول الكلوروفيل - ومن هذه الوجهة نبدى نحن هذه الملاحظات :

١ – إذا أمدت أوراق الشعير ذات الشحوب الظلامى بحمض (ALA) فإنها تنتج البروتوكلورفيلليد بمقدار عشرة أمثال ما تنتجه أوراق نباتات المقارنة العادية (و 27 ,26) – مما يدل على أن هناك ندرة أو قلة فى كمية حمض (ALA) فى أوراق الشحوب الظلامى .

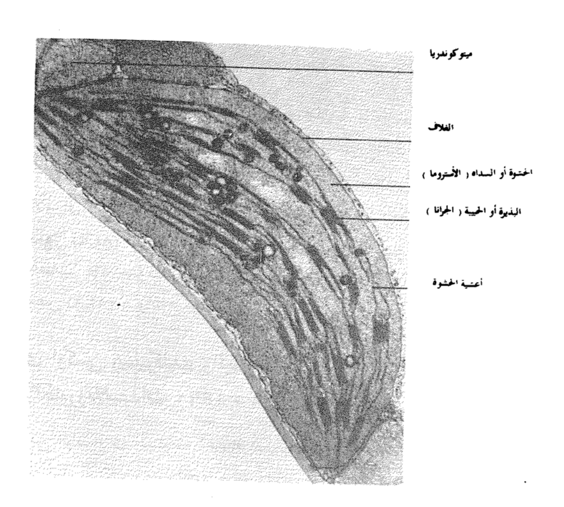
٢ – إذا عوملت أوراق الفاصوليا الشاحبة ظلامياً بمثبطات تخليق البروتين مثل الكلورامفينيكول والبيورميسين chloramphenicol & puromycin قبل الإضاءة ، فإن كميات قليلة جداً من البروتوكلورفيلليد تتراكم فى الأوراق بعد الإضاءة .

٣ – الأوراق الشاحبة ظلامياً والمعاملة بمثبطان تخليق البروتين السابق ذكرها – إذا عوملت بحمض (ALA) فإن هذا الحمض يتغلب جزئياً على أثر مثبطات البروتين – وتدل هذه الملاحظات على حدوث عمليات تخليق لبروتين خاص ربما يكون إنزيماً خاصاً بتخليق حمض (ALA) – ويحتاج تخليقه إلى توفر الضوء .

أحماض دى اوكسى ريبونيوكليك والريبونيوكليك الخاصة بالكلوروبلاستيدات Chloroplast DNA and RNA

أصبح من الواضح فى السنوات الحديثة أن البلاستيدات الخضراء تملك نظاماً وشفرة وراثية خاصة لبناء البروتين . ومن المعروف أن أحماض البلاستيدات الخضراء النووية (DNA & RNA) لها تسلسل قواعد base sequence يختلف عن نظام تسلسل القواعد الخاصة بالأحماض النووية الموجودة فى النواة Nuclear DNA & RNA ويبدو أن الأحماض النووية الخاصة بالبلاستيدات الخضراء تملك شفرة خاصة بتخليق بعض أنواع البروتين البلاستيدات الخضراء ولكن ليس كل أنواعه .

ولقد وجد أن حمض دى أوكسى ريبونيوكليك الدائرى Circular DNA فى البلاستيدات الخضراء يكرر نفسه replicate داخل البلاستيدات قبل انقسامها – ولم يعزل فقط حمض الريبونيوكليك للبلاستيدات الخضراء (40) بل تم كذلك رؤية الريبوزومات بواسطة الميكروسكوب الإليكترونى (30) – ويوضح شكل (١٢ – ١٢) صورة مجهرية بالميكروسكوب الإليكترونى لبلاستيدة خضراء فى أوراق البرسيم الحجازى – ويظهر بها الريبوزومات .



شكل ١٢ – ١٢ : صورة مجهرية بالميكروسكوب الإلكترونى فى (قوة التكبير × ١٧,٤٠٠ مرة) للبلاستيدة الخضراء من ورقة نبات البرسيم الحجازى (Medicago sativa)

Courtesy of R. Rufner, Massachusetts Agricultural Experiment Station, University of Massachusetts.

وحيث أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على أحماض نووية DNA & RNA خاصة بها ولها صفة التكاثر – فنحن نميل إلى الرأى القائل أنها عضيات لها صفة شبه الاستقلال أو مستقلة جزئياً – ويجدر أن نشير أن البلاستيدات الخضراء تحتوى على إنزيم بلمرة حمض الريبونيوكليك RNA polymerase (10) ولها المقدرة على إدخال الأحماض الأمينية فى بناء البروتين (45) ونشير هنا أنه قد وجد أن إضاءة نباتات الفاصوليا الشاحبة ظلامياً ترتب عليه زيادة محتوى البلاستيدات الخضراء من البروتين إلى الضعف وذلك فى خلال ٤٨ ساعة من الإضاءة (25) . وعلى أى حال فلقد وجد كيرك Kirk (32) أن العديد من بروتينات البلاستيدات الخضراء يخضع لسيطرة وشفرة حمض دى اوكسى ريبونيوكليك

النووى Nuclear DNA وهكذا فإنها ليست عضيات مستقلة بالكامل عن الخلية ولا تعيش البلاستيدات الخضراء المعزولة فى مزارع الأنسجة لأنها تحتاج إلى العديد من أنواع البروتين يمدها بها السيتوبلازم .

الأسئلة

١٢ – ١ ما هي المكونات الكيميائية الأساسية المكونة لجزيء الكلوروفيل ؟ أين يحدث تمثيل الكلوروفيل في الخلية النباتية . ؟

١٢ – ٢ ارسم واكتب الأجزاء على الرسم للمركبات الأساسية لليكوبين . إلى أي مجموعة صبغية ينتمي إليها الليكوبين ؟ هل يوجد الليكوبين في الفجوة الخلوية أو بلاستيدات خلايا الثمرة العنبة للطماطم ؟

١٢ – ٣ ما أهمية حلقات ألفا وبيتا أيونون الموجودة في صبغات الكاروتونيدات ؟

١٢ – ٤ أذكر دورين محتملين للكاروتينيدات في النباتات .

١٢ – ٥ ما هي الوظيفة الرئيسية للفيكوبيلين ؟

١٢ – ٦ ما هو الفعل الطيفي والامتصاص الطيفي ؟ كيف تعمل في فسيولوجيا النبات ؟

١٢ – ٧ كيف يتناسب تنظيم الأغشية للبلاستيدة الخضراء مع وظيفته ؟

١٢ – ٨ اشرح معنى الاصطلاحين : البلاستيدة الشاحبة etioplast والأجسام الغشائية الأولية prolamellar body .

١٢ – ٩ اذكر التغيرات التي تصاحب تعريض النباتات الشاحبةاليخضورللإضاءة .

١٢ – ١٠ أذكر الملاحظات أو الحقائق التي ترجح أن البلاستيدات الخضراء قد نشأت من الكائنات الأولية . هل من الملائم أن يكون ذلك إحدى مشكلات فسيولوجيا النبات لدرجة أن العلماء يهتمون بالبحث عن أصل البلاستيدات الخضراء ؟ لماذا أو لماذا لا ؟

قراءات مقترحة

Bailey, J.L., J.P. Thornber, and A.G. Shyborn. 1966. The chemical nature of chloroplast lamellae. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.

Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261–295.

Boasson, R., W.M. Laetsch, and I. Price. 1972. The etioplast-chloroplast transformation in tobacco: correlation of ultrastructure, replication and chlorophyll synthesis. *Am. J. Bot.* 59:217–223.

Ellis, J. 1981. Chloroplast proteins: synthesis, transport and assembly. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:111–137.

Haupt, W. 1982. Light-mediated movement of chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:205–233.

Heber, U., and H.W. Heldt. 1981. The chloroplast envelope: structure, function, and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:139–168.

Kirk, J.T.O., and R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance.* New York: Elsevier North-Holland.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry.* New York: Worth.

Newcomb, E.H. 1967. Fine Structure of protein-storing plastids in bean root tips. *J. Cell Biol.* 33:143–163.

Park, R.B. 1976. The Chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry* 3rd ed. New York: Academic Press.

Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:113–129.

Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.

الفصل الثالث عشر

انتقال الإلكترون وتفاعلات الفسفرة فى التمثيل الضوئى

Electron Transport and Phosphorylation Reactions of Photosynthesis

[صورة لأوراق نبات الطماطم وقد وضعت فى غرفة ورقية (leaf chamber) تستعمل لقياس امتصاص CO_2 والتمثيل الضوئى]

مهداة من : R.N. Arteca, The Pennsylvania State University.



تسبب الطاقة الضوئية الممتصة بجزىء الكلوروفيل إعادة ترتيب التركيب الإليكترونى له ويكون نتيجة ذلك تكوين جزىء كلوروفيل ذى تناسق غير ثابت بدرجة كبيرة ويكون فى حالة الإثارة (excited state) ويعود الكلوروفيل إلى حالته الأصلية الأولى وهى حالة الخمود (ground state) فى زمن مقداره ١٠ $^{-٩}$ من الثانية أو أقل . وتسمى هذه العملية بالإثارة الكيموضوئية فى البلاستيدات الخضراء (photochemical excitation in chloroplasts) وهى المسئولة مباشرة عن أكسدة الماء ضوئيا (photooxidation of water) وكذلك مسئولة عن اختزال المرافق الإنزيمى NADP $^{+}$ Nicotineamide adenine dinucleotide phosphate .

، ويسمى الاختزال الضوئى ، "photoreduction" – وكذلك مسئولة (أى الإثارة الكيموضوئية) عن فسفرة مركب ADP adenosine diphosphate إلى ATP

Adenosine triphosphate [وتسمى الفسفرة الضوئية photophosphorylation] .

وهذه التأثيرات المرتبطة بالتفاعلات الكيموضوئية (تفاعلات الضوء) تشكل فى الواقع مظهراً فريداً من مظاهر التمثيل الضوئى وتشكل المصدر الأساسى لكل صور الطاقة البكيموحيوية Biochemical energy

وبعد تكوين جزيئات NADPH ATP يستغلا فى تفاعلات تثبيت CO_2 والتى تسمى فى العادة بتفاعلات الظلام Dark reactions للتمثيل الضوئى . وفى أغلب أو العديد من النباتات يثبت CO_2 باتحاده مع سكر الريبيولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات ribulose- 1,5- diphosphate ليعطى حمض – ٣ – فسفوجليسريك 3- phosphoglyceric acid والخطوات التالية تسمى دورة كالفن – وبنسون Calvin- Benson وتشمل تحويل حمض – ٣ – فوسفوجليسريك إلى السكرات المفسفرة – وفى بعض النباتات الأخرى والتى تسمى النباتات رباعية الكربون (C_4) – وكذلك النباتات ذات الأنسجة المتشحمة اللحمية والتى يحدث فيها ما يسمى بأيض الحمض الشحمى Crassulacean acid metabolism [CAM] فإن CO_2 فى هذين النوعين من النباتات يتفاعل مع فسفوإينول حمض البيروفيك phosphoenolpyruvic acid ليكون مركباً رباعى الكربون (ستناقش فيما بعد) .

ومن الجدير بالذكر أن استغلال هذه المنتجات كمكونات هندسية بنائية للمكونات الأخرى فى النبات وكمصدر للطاقة يشكل بحق إحدى المظاهر الخلابة لعلم فسيولوجيا

النبات والتى لم يتضح تفاصيلها الرئيسية إلا حديثاً – وسنبدأ بإلقاء نظرة على تاريخ عملية التمثيل الضوئى .

تاريخ عملية التمثيل الضوئى History

بالرغم من أن عملية التمثيل الضوئى ذات أهمية مطلقة للحياة – إلا أنها لاقت اهتماماً قليلاً قبل القرن الثامن عشر – ومن المعروف أن الزراعة قد بدأت قبل ذلك بنحو عشر آلاف عام . وكتبت مناقشات تخص إنتاج المحاصيل قبل ألفين عام (22) ولقد اعتقد الإغريق أن النباتات تحصل على غذائها من التربة مباشرة ، والتربة هى التى تقوم بتحويل المخلفات الحيوانية والنباتية إلى صورة قابلة للامتصاص بجذور النباتات ، ولقد أدت زيادة إنتاج المحاصيل كنتيجة لإضافة المواد الحيوانية والنباتية إلى التربة إلى دعم هذه النظرية والتى ظلت دون منازع حتى القرن الثامن عشر . وفى عام ١٦٠٠ قام العالم فان هلمونت Van Helmont بتجربة بسيطة لكنها مهمة ، فلقد غرس بادرة صفصاف (willow) وزنها ٢ كجم فى وعاء وَزَنهُ بدقة وتركها لتنمو خمس سنوات ، وفى أثنائها أمد العالم نبات الصفصاف بماء المطر فقط – وفى نهاية المدة كان وزن نبات الصفصاف ٧٥ كجم – وفقدت التربة عدداً قليلاً من الجرامات فقط – واستنتج فان هلمونت أن الماء هو الذى يمد النبات بمادة النمو التى تسبب زيادة وزنه – ونحن نعلم الآن أن هذه الجرامات القليلة المأخوذة من التربة ذات أهمية حيوية وضرورية للنمو – ونعلم الآن أن الماء لا يساهم بدرجة كبيرة فى كتلة (وزن) شجرة الصفصاف .

وفى عام ١٦٩٩ م قال وودوارد Wood ward أن النباتات تحتاج إلى مواد أخرى غير الماء – ولقد توصل إلى هذه النتيجة بعد أن نمى عسالج (أغصان) النعناع (mint) فى عينات مختلفة من المياه مثل ماء المطر ، ماء النهر وماء الصرف الخاص بحديقة هايدبارك Hyde park ووصل إلى الخلاصة الآتية :

[إن النباتات الخضراء لا تتكون من الماء ولكن من مواد أرضية خاصة محددة (certain peculiar terrestrial matter) وتوجد كميات وافرة من هذه المادة الأرضية فى ماء المطر والعيون والنهر وكذلك ماء الصرف ، وأن السوائل التى تصعد إلى أعلى داخل النبات لا تستقر داخل النبات ولكن تمر من خلال الثقوب وتتبخر فى الجو ، وأن جزءاً كبيراً من هذا المادة الأرضية والتى تختلط بالماء تمر خلال النبات ، ويضعف أو يقوى النبات تبعاً لنسبة هذه المادة الأرضية فى الماء . لذا نستنتج أن

الأرض وليس الماء هي التي تكون كتلة النباتات الخضراء]*

ولم تكن كيمياء CO_2 معروفة حتى هذا الوقت لذلك لم يعرف دوره فى نمو النباتات ، ومن الغريب أن فى هذه الفترة وجه قدر ضئيل من الاهتمام إلى دور الضوء فى نمو النباتات ، ولقد كتب العالم هالز (Hales) فى عام ١٧٢٧ م والذى يشار إليه على أنه أبو فسيولوجيا النبات [father of plant physiology] **كتب يقول أن النباتات على الأرجح تسحب جزءاً من تغذيتها من الهواء الجوى خلال أوراقها وربما يكون هذا الجزء ليس ضوءاً – وهذا الجزء (المادة) يدخل بحرية من خلال الأوراق والأزهار حيث يساهم بصفة أساسية فى نمو النباتات الخضراء » بعد ذلك اختصت دراسات بريستلى** (Priestley) . **فى عام ١٧٧٢ م عن التبادل الغازى لعملية التمثيل الضوئى ولقد كتب بريستلى يقول [إن الفأر لا يستطيع العيش فى الجو الملوث نتيجة احتراق الشمعة]** ولاحظ بريستلى أن وضع نبات النعناع فى نفس الحيز (الجو) الذى احترقت فيه الشمعة – يصير الهواء نقياً غير ملوث ويستطيع أن يعيش فيه الفأر – ولاحظ كذلك أن نبات النعناع ترعرع فى هذا الجو الذى اعتقد بريستلى أنه ملوث نتيجة لاحتراق الشمعة .

وعلى الرغم من أن بريستلى لم يستطع تمييز أو فهم الاختلاف بين النباتات والحيوانات فى التبادل الغازى إلا أنه استخلص الآتى :

[إن النباتات لا تؤثر على الهواء بنفس طريقة تأثير تنفس الحيوان – بل فعكس أثر تنفس الحيوان وتحفظ الهواء لطيفاً وصحياً عندما يصير مؤذياً نتيجة لتنفس الحيوان وهو حى أو عندما يتحلل ويتعفن وهو ميت] .

ولم يستطع بريستلى أن يميز دور كل من الضوء أو (CO_2) فى عملية التمثيل الضوئى .

وكتب العالم (انجينهوز Ingenhousz ١٧٧٩ م) وكان معاصراً لبريستلى – يقول : إن النباتات تنقى الجو أو الهواء وذلك فى وجود الضوء فقط وقال أن الأجزاء الخضراء فقط هى التى تنتج العامل المنقى purifying agent بينما الأجزاء الغير خضراء تلوث الهواء – وهكذا فهم هذا العالم وميز مشاركة كل من الكلوروفيل والضوء فى عملية التمثيل الضوئى . وعلى الرغم من أن بريستلى قد غازلته فكرة امتصاص واستغلال CO_2

*** This and the following two quotations are form W. Loomis, 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 5, Part I : 85-114. Berlin : Springer.**

عندما لاحظ أن النباتات تنمو بطريقة مدهشة فى الهواء الفاسد المتعفن الذى مات فيه الفأر وحدث له تحلل أو تعفن جزئى – ولكن للأسف لم يستطع تمييز أن CO_2 كان المسئول عن ترعرع النباتات .

وجاء سينيبير Senebier فى عام ١٧٨٢ م – حتى عام ١٧٨٨ م) حيث أثبت أهمية CO_2 (الذى سمى الهواء المثبت) وفهم هذا العالم إن إنتاج O_2 فى النباتات يعتمد على وجود CO_2 . وظل الأمر كذلك حتى جاء (لافوازيه Lavoisier) ودرس التركيب الكيميائى لثانى أكسيد الكربون ، وفى عام ١٧٩٦ م ، وبناءاً عليه اقترح (انجينهوز Ingenhousz) إن هذا المركب (CO_2) مصدر مهم للكربون فى النبات .

فى عام ١٨٠٤ م نشر دى سواسير De Saussure (11) أبحاثاً إذا اطلع عليها الإنسان من الممكن أن يتتبع تاريخ معظم العمليات الفسيولوجية فى النباتات – ويتفق دى سواسير مع انجينهوز على أن هناك نوعان من التبادل الغازى أحدهما يحدث فى الضوء والآخر فى الظلام – وإن الأجزاء الخضراء هى التى تمتص CO_2 وتطلق O_2 فى الضوء – وكذلك فهم دى سواسير إلى درجة محدودة مشاركة الماء فى عملية التمثيل الضوئى . وكان تقرير Mayer فى عام ١٩٤٢ م عن قانون اختزان الطاقة خطوة عملاقة لتوضيح انتقال الطاقة فى التمثيل الضوئى – وقال ماير أن المصدر النهائى للطاقة المستخدمة فى كل من النبات والحيوان هى الشمس وإن الطاقة الضوئية عندما تمتص فى النباتات تتحول إلى طاقة كيميائية عن طريق التمثيل الضوئى .

وعلى الرغم من المجهودات الجبارة التى بذلها هؤلاء الرجال اللامعون فقد ظلت عملية التمثيل الضوئى غامضة حتى عام ١٩٠٥ م عندما ادهش العالم الفسيولوجى (بلاكمان Blackman) الأوساط العلمية العالمية بالأدلة التى تبين أن عملية التمثيل الضوئى ليست تفاعل كيموضوئى فقط photochemical reaction بل تشمل تفاعل كيموحيوى أيضاً biochemical reaction – ونحن نعلم الآن أن التفاعلات الكيموضوئية أو تفاعلات الضوء تكون سريعة للغاية ويلزمها الطاقة الضوئية وعلى النقيض منها فإن التفاعلات الكيموحيوية أو تفاعلات الظلام (تثبيت CO_2) تسير بمعدل بطىء نسبياً وهى تحدث فى الضوء أو الظلام – لذا فمن المستحسن أن نسميها تفاعلات تثبيت CO_2 Carbon dioxide fixation reactions وعلى الرغم من أن مساهمات بلاكمان العلمية كانت متميزة فى ذلك العصر لكن المعلومات عن طبيعة تفاعلات الضوء والظلام كانت قليلة – وظلت كذلك بعد زمن بلاكمان لمدة اثنين وثلاثين عاماً – حتى توفرت بعض المعلومات الموثوقة عن طبيعة تفاعلات الضوء .

وفى عام ١٩٣٧ م أقام العالم هل Hill (عالم انجليزى للكيمياء الحيوية) الدليل على أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء والمتوفر لها الماء ومستقبل مناسب للهيدروجين – لها المقدرة على إخراج أو انبعاث غاز O_2 وذلك فى غياب CO_2 (16) وترجع أهمية تجارب هِل إلى أنها امدتنا بالدليل على أن تصاعد غاز O_2 يكون نتيجة للتفاعلات الكيموضوئية – كذلك أشارت هذه التجارب إلى أهمية تفاعلات – الأكسدة والاختزال فى التمثيل الضوئى (الأخسدة) Oxidation-reduction reactions (redox) ونحن نعلم الآن أن مصدر O_2 المنبعث فى التمثيل الضوئى هو الماء وليس CO_2 .

أصل (منشأ) الأوكسيجين فى التمثيل الضوئى

Origin of Oxygen in Photosynthesis

أظهرت الدراسات الكيموحيوية المقارنة والتى قام بها العالم فان نيل Van Niel (32) بعض الخطوات المبدئية التى تقودنا إلى التصور أو الرأى الحديث فى التمثيل الضوئى ولقد أوضح فان نيل أن اختزال CO_2 بالبكتريا التى تقوم بعملية التمثيل الضوئى يحتاج فى نفس الوقت إلى أكسدة مادة مانحة للهيدروجين substrate hydrogen donor يكون مصدرها بيئة النمو growth medium – ولاحظ فان نيل أيضاً أن تمثيل CO_2 فى هذه البكتريا لا يصاحبه انطلاق O_2 ويتوقف تمثيل (CO_2) عند استهلاك المادة المانحة للهيدروجين وتوجد العديد من المواد المانحة للهيدروجين التى تستعمل بالأنواع المختلفة من البكتريا الممثلة ضوئياً – وبعض هذه المواد تكون عضوية مثل الكحولات البسيطة والأحماض العضوية – وبعضها يكون غير عضوياً مثل كبريتيد الهيدروجين hydrogen sulfide والثيوكبريتات thiosulfate – والهيدروجين الجزيئى . ويحتاج تمثيل CO_2 فى بكتريا الكبريت الخضراء إلى وجود كبريتيد الهيدروجين (H_2S) كمصدر للهيدروجين وأحد منتجات هذا التفاعل هو إنتاج الكبريت الجزيئى . وبالمقارنة فإن التمثيل الضوئى فى الطحالب والنباتات الراقية يحتاج إلى الماء كمصدر للهيدروجين – ويكون O_2 الجزيئى هو أحد منتجات هذه العملية – وتمثل المعادلتان التاليتان نوعين من التمثيل الضوئى :

$$2H_2S + CO_2 \xrightarrow[\text{light}]{\text{green sulfur bacteria}} 2S + (CH_2O) + H_2O$$

$$2H_2O + CO_2 \xrightarrow[\text{light}]{\text{algae and higher plants}} O_2 + (CH_2O) + H_2O$$

ولقد شجع التشابه الواضح بين التمثيل الضوئى فى كل من البكتريا والنباتات الراقية اقتراح صيغة عامة للتمثيل الضوئى .

$$2H_2A + CO_2 \xrightarrow{light} 2A + (CH_2O) + H_2O$$

وتوجد عدة نقاط (عدة) مهمة فى ملاحظات فان نيل على التمثيل الضوئى (33) هى :

١ – يكون مصدر O_2 المنبعث (المتصاعد) فى التمثيل الضوئى هو الماء وليس CO_2 .

٢ – لا يعتمد تمثيل CO_2 الفعلى على الضوء [المقصود تثبيت CO_2 أى تفاعلات الظلام] .

وتكون وظيفة التفاعلات الكيموضوئية هو إمداد الطاقة اللازمة لنقل الهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية فى تمثيل CO_2 .

ولقد أيدت وعضدت الدراسات التى تمت باستخدام النظائر isotopes أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسيجين المنبعث (المتصاعد) فى عملية التمثيل الضوئى وذلك باستخدام الأوكسيجين الثقيل ^{18}O فمثلاً إذا انجزت العملية فى وجود $H_2{}^{18}O$ فإن الأوكسجين المتصاعد يكون من النوع الثقيل (^{18}O) – أما إذا انجزت العملية فى وجود الماء العادى H_2O ، $C^{18}O_2$ فإن الأوكسيجين المنبعث يكون من النوع العادى .

$$2H_2{}^{18}O + CO_2 \xrightarrow[chloroplasts]{light} {}^{18}O_2 + (CH_2O) + H_2O$$

$$2H_2O + C^{18}O_2 \xrightarrow[chloroplasts]{light} O_2 + (CH_2{}^{18}O) + H_2{}^{18}O$$

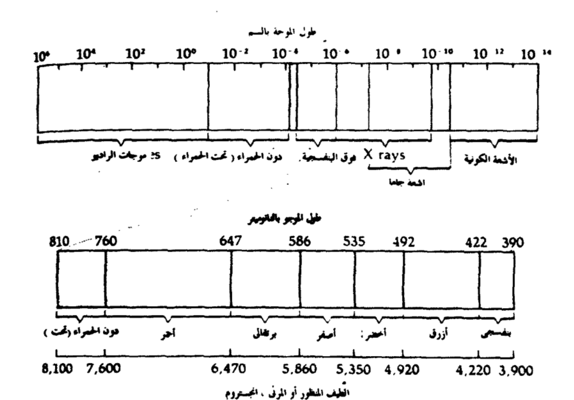
وأعطى تفاعل هِل دعماً لذلك – فلقد برهن هذا التفاعل على أن البلاستيدات الخضراء المعزولة يمكنها بعث أو تصاعد O_2 بشرط أن تمد بالضوء ، الماء ، المستقبل الملائم للهيدروجين أى أن وجود الماء وغياب CO_2 يعطى دليلاً قوياً على أن الماء هو المصدر الوحيد للأوكسيجين المتصاعد أو المنبعث فى التمثيل الضوئى ومن المناقشة السابقة فإنه يمكن القول بثقة معقولة أن الماء يمد عملية التمثيل الضوئى بالهيدروجين اللازم للخطوات الاختزالية لتمثيل CO_2 .

طبيعة الضوء Nature of Light

فى حوالى منتصف القرن السابع عشر اعتقد العلماء أن الضوء يتكون من تيار من الدقائق الصغيرة أو الجسيمات الدقيقة تصدر أو تبعث من مصدر الضوء مثل الشمس أو الشمعة – وهذه الجسيمات الصغيرة تخترق المواد الشفافة وتنعكس من على أسطح المواد المعتمة أو الغير شفافة – وأطلق على هذا التفسير لطبيعة الضوء والذى لاقى قبولاً عاماً « نظرية الجسيمات أو الرقائق corpuscular theory . وفى عام ١٦٧٠ م أوضح العالم هيوجين Huygens – إن قوانين الانعكاس والانكسار الخاصة بالضوء يمكن فهمها وتفسيرها بطريقة أحسن على أساس النظرية الموجية wave theory لطبيعة الضوء بالمقارنة بنظرية الجسيمات أو الرقائق – وعلى أى حال فإن النظرية الموجية لم تلاق قبولاً عاماً بمجرد ظهورها وظلت كذلك حتى أوضح العالمان فريزنل ويونغ Fresnel & Young فى عام ١٨٢٧ م أن النظرية الجسيمية غير كافية لتفسير طبيعة الضوء – كما أن ماكسويل Maxwell أوضح أن الدائرة الكهربائية المتذبذبة تشع موجات كهرومغنيطسية electromagnetic waves وكانت سرعة انتشار propagation هذه الموجات هى ٣ × ١٠ ١٠ سم/ ثانية وهذه السرعة velocity تكون قريبة جداً بدرجة واضحة من سرعة الضوء – وأصبح الاعتقاد قوياً على احتمال وجود الضوء على هيئة موجات كهرومغناطيسية ذات أطوال قصيرة جداً – وبذلك قاربت مشكلة فهم طبيعة الضوء على أن تحل – إلا أنه توجد ملاحظة محيرة تتناقض مع النظرية الموجية للضوء وهى ظاهرة الإنبعاث الكهروضوئى photoelectric emission وهى ظاهرة انبعاث أو قذف الإليكترونات من موصل conductor عند سقوط الضوء على سطحه – ولقد وجد أن أى تغير فى أطوال الموجات الضوئية الساقطة على الموصل يؤدى إلى حدوث تغير طفيف فى الطاقة الحركية للإليكترونات الكهروضوئية المنبعثة photoelectric kinetic energy ولكن إذا ظلت الموجات الضوئية ثابتة الطول فإن الطاقة الحركية تظل ثابتة أيضاً – وظاهرة الانبعاث الكهروضوئى تحدث بغض النظر عن شدة (كثافة) الضوء الساقط light intensity .

وتوجد كذلك علاقة طردية بين عدد الإليكترونات وشدة الإشعاع الضوئى – ولقد تقدم أينشتين Einatein (12) باقتراح مؤداه أن الطاقة الموجودة فى شعاع ضوئى ما light beam تتركز على هيئة دقائق صغيرة تسمى فوتونات photones [الفوتون هو وحدة الطاقة وتساوى الكم quantum ويعتبر الفوتون حزمة أو رزمة من الإشعاع الكهرومغناطيسى] – بدلاً من أن تتوزع أو تتشتت فى الفضاء فى المجالات

الكهرومغناطيسية . ولما قام أينشتين بتقييم الإشعاع الكهرومغناطيسى كمياً – اعتبر العلماء الفوتون نوعاً من الرقائق type of particles – وبذلك أعطيت نظرية الدقائق أو الجسيمات دعماً – وعلى العموم حيث أن الفوتون له تردد frequency وان طاقة الفوتون تتناسب طردياً مع تردده – وبهذا اعطيت النظرية الموجية بعض الدعم أيضاً – لذا حتى تفهم طبيعة الضوء يجب الأخذ فى الاعتبار خواص الضوء المزدوجة من الموجات والدقائق . dual wave-particles characteristics وتكون أطوال الموجات الضوئية التى تؤثر على نمو النبات منحصرة بين ٠,٠٠٠٠٣ – ٠,٠٠٠٠٩ سم (لاحظ شكل ١٣ – ١) ويعتبر من أطوال الموجات الضوئية بوحدات صغيرة (nm) أى نانوميتر وهو يساوى ١٠ $^{-}$ ٩ من الميتر أو ١٠ $^{-}$ ٧ من السنتيميتر .



شكل ١٣ - ١ : الطيف الكهرومغناطيسى

وتعتمد طاقة الكوانتم quantum energy على طول الموجة الضوئية – أى كلما قصر طول الموجة الضوئية زادت طاقة الكوانتم – كما هو موضح فى قانون بلانك planck's law وهو :

$$q \text{ (quantum)} = h\nu = \frac{hc}{\lambda}$$

حيث h = ثابت بلانك (٦,٦٢٤ × ١٠^-٢٧ ارج/ثانية)

ν = تردد الموجات الضوئية فى الثانية

c = سرعة الضوء (٢,٩٩٨ × ١٠^١٠ سم/ ثانية)

λ = طول الموجة الضوئية بالسنتيميتر .

وعندما يمتص جزىء الكلوروفيل فوتونا (كوانتم) ضوئياً فإن الجزىء يثار – أى يرتفع مستوى طاقته – ويجب أن نعرف أن ليست كل فوتونات الضوء قادرة على إثارة الكلوروفيل أى رفع مستوى طاقته – أى بمعنى آخر يجب أن يمتص الضوء أولاً ثم يجب أن يحتوى الكوانتم الضوئى على كمية كافية من الطاقة حتى يستطيع أن يقوم بوظيفته – وطبقاً لقانون أينشتين الخاص بالمكافىء الكهروضوئى photochemical equivalence ، فإن الكوانتم الواحد يثير جزىء واحد أو ذرة واحدة ، أى أن الكوانتم الضوئى الواحد بصرف النظر عن مستوى طاقته يثير أو ينشط جزيئاً واحداً فقط ، وعادة يؤخذ فى الاعتبار طاقة الكم للمول mole (الوزن الجزيئى الجرامى) بدلاً من الجزىء الواحد – لذا فإننا نحتاج إلى عدد من الكوانتات يساوى رقم أفوجادرو Avagadro number وهو يساوى ٦,٠٢ × ١٠^٢٣ – لإثارة مولاً واحداً من المادة . ويمكن القول أن مول واحد من الكوانتات يساوى واحد أينشتين – ويعرف المول الواحد من الكوانتات بالمكافىء الكيموضوئى photochemical equivalent ويمكن حساب طاقته (E) كالآتى :

$$E = Nh\nu$$

وإذا عوضنا عن ν بـ c/λ ، فتكون المعادلة كالآتى :

$$E = \frac{Nhc}{\lambda}$$

$$E = \frac{(6.02 \times 10^{23})(6.624 \times 10^{-27})(2.998 \times 10^{10})}{\lambda}$$

erg/mole

$$E = \frac{1.197 \times 10^{8}}{\lambda} \text{ erg/mole}$$

وإذا حولنا الأرج إلى سعرات (كالورى) حيث أن الأرج = ٠,٢٣٩ × ١٠^-٧ كالورى فتكون طاقة المكافىء الكهروضوئى = $\frac{٢,٨٦}{\text{طول الموجة الضوئية}}$ كالورى/مول

وإذا عبرنا عن طول الموجة بالانجستروم بدلاً من السنتيمتر فتكون طاقة المكافىء الكهروضوئى = $\frac{٢,٨٦ \times ١٠^{٨}}{\text{طول الموجة}}$

وبذلك نحصل على طاقة المكافىء الكهروضوئى بالكالورات لكل مول لأى موجة من موجات الضوء ونضرب أمثلة :

الموجة التى طولها ٤٠٠ نانوميتر فإن طاقة المكافى = ٧١,٥٠٠ كالورى/مول

الموجة التى طولها ٥٠٠ نانوميتر فان طاقة المكافىء = ٥٧,٢٠٠ كالورى/مول

الموجة التى طولها ٦٠٠ نانوميتر فإن طاقة المكافىء = ٤٧,٦٦٧ كالورى/مول

وبهذه الطريقة فإننا يمكن أن نعرف كمية الطاقة الممتصة لموجات الضوء المختلفة .

الشقوق الحرة Free Radicals

الشقوق الحرة هى الذرات أو الجزيئات التى تحتوى على اليكترونا مفرداً دون شريك (غير مزدوج) - وينتج هذا الإليكترون فى تفاعلات تكسير الروابط المتماثلة (homolytic reactions) . وفى مثل هذه التفاعلات المتماثلة لفك الروابط فإن أزواج الإليكترونات electron pairs تنقسم ويذهب كل اليكترون إلى نواته - وإذا احتوى الشق الحر على اليكتروناً مفرداً واحداً فيسمى فى هذه الحالة وحيد الشق monoradical - أما إذا أحتوى الشق الحر على اثنين من الإليكترونات المفردة (الغير مزدوجة) فيسمى الشق الحر بأنه ثنائى الشق biradical - ويمكن إثبات وجود الشق الحر الثنائى وذلك بإضاءة الإيثيلين ethylene - وللعلم فإن الشق الحر الثنائى يوجد فى العادة عندما تفك الرابطة المزدوجة بين ذرتى كربون إلى رابطة فردية

$$H_2C{=}CH_2 \xrightarrow{\text{light}} H_2\dot{C}{-}\dot{C}H_2$$

وتزدوج الإليكترونات لأن المنزلة أو المقام أو المستوى الواحد من الطاقة لا يستطيع أن يحتله أكثر من اثنين من الإليكترونات ومن المعروف كذلك - لا بد أن يدور spin هذين الإليكترونين المتزاوجين حول محوريهما فى اتجاه معاكس أو متضاد لبعضهما وهو ما يعرف بالحركة الزاوية (angular momentum) أو مبدأ الطرد لباولى (pauli exclusion princkple) .

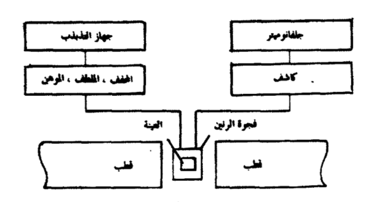
ولقد لوحظ أن للإلكترون عزم مغناطيسى ذاتى (intrinsic magnetic moment) ، وممكن أن يصور الإليكترون) على هيئة جسم دورار له شحنة وله مجال مغناطيسى ،

وكل الإليكترونات لها دورة ذاتية intrinsic spin وتتميز برقم الكم ويكون مقدارها $\frac{١}{٢}$ ، وإذا حددنا هذه الدورة مع علاقتها باتجاه المجال المغناطيسى فإن قيمة الدورة لإليكترون ما = + $\frac{١}{٢}$ أو − $\frac{١}{٢}$ − وتبعاً لمبدأ الطرد لباولى Paul's exclusion princple فان الإليكترونين اللذين يحتلان نفس المدار الواحد (مستوى طاقة واحدة) لابد أن يدورا فى اتجاه متعاكس ومتضاد وبذلك يعادلان عزميهما المغناطيسين وبذلك تكون محصلة الدورة تساوى صفراً أى + $\frac{١}{٢}$ − $\frac{١}{٢}$ = صفراً وكمثال تكون دورة الإليكترونين فى ذرة الهليوم التى فى حالة الخمود (ground state) فى اتجاهين متعاكسين أو متضادين وبذلك تكون الدورة الكلية للذرة تساوى صفراً وتسمى هذه الحالة بالحالة الفردية (singlet state) لأن الدورة الكلية لها قيمة واحدة (total spin) وتساوى صفراً وذلك لاتجاه محدد . أما فى الشقوق الحرة (free radical) فإن دورة الإليكترون المفرد (الغير مزدوج) لا تعادل بدورة الإليكترون الشريك الآخر والتى تكون فى عكس الاتجاه − لذا فإن دورة الإليكترون المفرد تكون إما + $\frac{١}{٢}$ أو − $\frac{١}{٢}$ − وفى الشقوق الحرة المزدوجة تكون الدورة + ١ أو − ١ .

وبما أن قيمة الدورة تكون فيها خلاف الصفر فإن الشقوق الحرة تسلك سلوك المواد الجنيب مغناطيسية (البارامغناطيسية) paramagnetic substances وهذه المواد البارا مغناطيسية إذا جذبت بمغناطيس فإنها تبدى أو تظهر موضعاً موازياً للمجال المغناطيسى .

وكل هذه الخواص للشقوق الحرة تجعلها مفيدة للعمليات البيولوجية الضوئية (الضوء حيوية) photobiological processes وفى عام ١٩٤٥ م اكتشف العالم زافيسخى Zavoisky جهاز امتصاص رنين دورة الإليكترون electron spin resonance absorption (ESR) وباكتشاف هذا الجهاز ابتدأ فى تطوير أجهزة قياس الأطياف الضوئية (spectrophotommeter) لها المقدرة على اكتشاف وجود الإليكترونات المفردة unpaired electrons − ويوضح شكل (١٣ − ٢) أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسى magnetic resonance absorption measurments

وتتعلق ظاهرة رنين دورة الأليكترون (ESR) بالعزم الذاتى المغناطيسى للإليكترون الناشيء عن دورته حول نفسه intrinsic nagnetic monent − فعندما نضع اليكترونا مفردا بين قطبي مغناطيسى ، فإن هذا الإليكترون يولد مجاله المغناطيسى الذاتى ويوجد نفسه أما مع أو ضد المجال المغناطيسى الخارجى ويترتب على ذلك اختلافاً جوهرياً فى



شكل ١٣ - ٢ : أسس قياس امتصاص الرنين المغناطيسى

عن : P.W. Selwood. 1956. Magnetochemistry. New York: Interscience Publishers.

الطاقة بين هذين المجالين . وأصبح من الممكن أن نولد فروقاً فى الطاقة بين المجالين المذكورين بضبط عزم أو قوة المجال المغناطيسى الخارجى فقط وممكن فرق الطاقة من المعادلة الآتية :

$$\Delta E = h\nu = gBH$$

حيث ΔE = فروق الطاقة

h = ثابت بلانك

ν = التردد

B = ثابت بوهر المغناطيسى Bohr magneton وهو يساوى ٠,٩٢٧ × ١٠^{-٢٠} ارج/جوسى

H = قوة أو عزم المجال المغناطيسى بالجوسى gauss

والتفاعل بين العزم المغناطيسى للإليكترون والمجال المغناطيسى الخارجى يعبر عنه بـ g وتكون قيمته ٢,٠٠٢٣ .

ويسبب التفاعل بين دورة اليكترون والحركة الزاوية له يحدث انحراف القيمة السابقة قليلاً عن هذا الرقم .

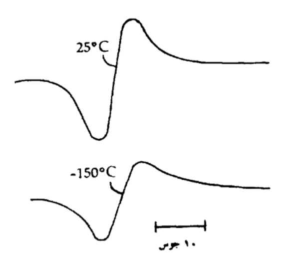
ولقد عملت دراسات وقياسات على (ESR) رنين دورة الإليكترون على العديد من المواد أو الخامات البيولوجية مثل الكلوروبلاستيدات المضادة وبروتينات الهيم والخلايا البكتيرية ونظم الأكسدة الاختزال ويوضح شكل (١٣ - ٣) . مثلا لقياسات رنين دورة الإليكترون (ESR) على كلوروبلاستيدات السبانخ الكاملة تحت ظروف الإضاءة ويلاحظ فى هذا الشكل إن درجة الحرارة ليس لها تأثير يذكر على الاشارات التى أحدثها

الضوء photo-induced signals ، مما يدل على عدم مشاركة الانزيمات فى هذه التفاعلات الضوئية .

امتصاص الكلوروفيل للضوء وانتقال الطاقة

Light Absorption by Chlorophyll and Transfer of Energy

لا تمتص كل جزيئات الصبغة الضوء أو تنشط كلها فى آن واحد فقد تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة من جزىء إلى آخر قبل أن تصل إلى مكان عملها فمثلاً قد تنتقل الطاقة الضوئية من كلوروفيل أ إلى جزيئاً آخر من كلوروفيل أ أو من كلوروفيل ب إلى كلوروفيل أ أو من الكاروتنويدات إلى كلوروفيل أ أو من النيكوبلين إلى كلوروفيل أ . (14)

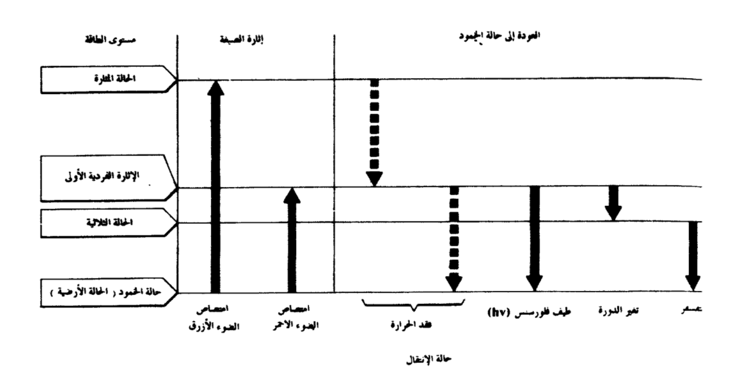


شكل ١٣ – ٣ : قياس (ESR) رنين دورة الإلكترون فى البلاستيدات الخضراء السابغ الكاملة على درجة ٢٥° م وعلى درجة – ١٥٠° م .

عن: **M. Calvin. 1959. The photochemical apparatus-its structure and function. Brookhaven Symp. Biol. 11 : 160.**

وحتى تستطيع أن نفهم كيفية امتصاص الطاقة الضوئية وانتقالها من جزىء إلى آخر يجب الأخذ فى الاعتبار حالات الإثارة للجزيئات (شكل ١٣ – ٤) .

ففى حالة الخمود ground state فإن أزواج الإليكترونات تدور فى اتجاهين متعاكسين أو متضادين (مبدأ باولى للطرد pauli's exclusion principle) وتكون الدورة الكلية تساوى الصفر – وعند امتصاص الصبغة لكوانتات الضوء الأزرق – فإنها ترفع



شكل (١٣ - ٤) : شكل يوضح امتصاص الضوء وما ينتج عنه من مستويات طاقة مختلفة نتيجة للتغيرات الإليكترونية - وعندما يعود الإليكترون إلى حالة الخمود (الحالة الأساسية) تكون عودته مصحوبة بتحرر الطاقة على هيئة حرارة أو ضوء (hv)

طاقة الإلكترون إلى مستوى أعلى من الطاقة (حالة الإثارة الفردية singlet excitation state ، ويعود الإليكترون إلى حالة الخمود فى حدود زمن قدره ١٠⁻⁹ من الثانية . وبالمثل فإن امتصاص الصبغة للضوء الأحمر يرفع مستوى طاقة الإلكترون إلى حالة الإثارة الفردية ويعود أيضاً إلى حالة الخمود فى زمن قدره ١٠⁻⁹ من الثانية - ويحدث أن تمتص الصبغة كوانتماً ضوئياً آخر بعد الكوانتم الأول فترتفع طاقة الإليكترون إلى حالة الإثارة الثانية (Second excited state) ويعود الجزىء إلى حالة الإثارة الأولى First excited state (أى الحالة الفردية singlet state) أو يعود إلى حالة الخمود ground state من خلال (أو عن طريق) حالات انتقالية transition state ، والطاقة الممتصة فى حالتى الضوء الأحمر والأزرق لا تختفى بل تظهر فى صورة إشعاع (radiation) أو وميض الصور الأخرى .

وهكذا فبعوده الإليكترون من حالة الإثارة الفردية إلى حالة الخمود فإن الطاقة الضوئية الممتصة سابقاً تُفقد على هيئة طاقة إشعاعية radiation energy وتعرف هذه الظاهرة بظاهرة اللصّق أو القيّة (فلورسنس) fluorescence وتحدث مباشرة بعد

تعريض المركب للضوء (مثلاً إذا سلط الضوء على محلول الكلوروفيل فى أنابيب الاختبار الزجاجية – فإنه يشع ضوءاً لاصفاً أحمراً red fluorescent light) – وكما هو متوقع فإن لصق الكلوروفيل لا يعتمد على درجة الحرارة (لأنه تفاعل كيموضوئى) .

ويحدث فى بعض الأحيان أن يعكس الإليكترون المسار فى حالة الإثارة الفردية (singlet state) مداره أى اتجاه دورته (spin reverse) وبما أن ازواج الإليكترونات لا يمكن أن تكون موجودة فى مستوى واحد من الطاقة مع وجود دورتيهما المتوازيتين – parallel spin وعلى هذا الأساس فإن الإليكترون المثار لا يستطيع العودة إلى رفيقه Companion ويقال لهذا الإليكترون فى هذه الحالة أنه اصطيد trapped على هذا المستوى العالى من الطاقة وتسمى هذه الحالة بحالة الإثارة الثالثة triplet state وتكون مستوى طاقة حالة الإثارة الثالثة أقل من مستوى طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى First excited singlet state وذلك لانتقال جزء يسير من الطاقة وفقدها – ومن الممكن بعد ذلك أن يعدل الإليكترون اتجاه دورته إلى حالتها الأصلية وينتقل من حالة الإثارة الثالثة إلى حالة الخمود وتفقد الطاقة الزائدة على هيئة إشعاع وتُسمى هذه الظاهرة بالتفسفر (phosphorescence) وهى ظاهرة لا تعتمد على درجة الحرارة كذلك (Temperature independed) وخلاصة القول أن الفرق بين اللصف والتفسفر هو فى فترة الوقت اللازم لحدوثها بعد امتصاص الطاقة الضوئية (كوانتات) الكافية .

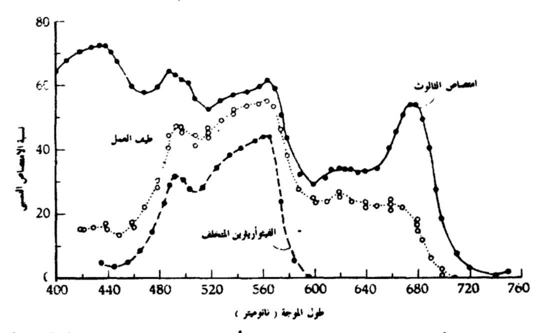
وحيث أن عمر – النصف half-time لمرحلة الإثارة الفردية يكون فى حدود ١٠$^{-٩}$ من الثانية وللمرحلة الثالثة يكون فى حدود ١٠$^{-٣}$ من الثانية أو أطول قليلاً – لذا تعتبر حالة الإثارة الثالثة أكثر ملائمة لانتقال الإليكترونات لاختزال مستقبل الإليكترون electron acceptor – وبداية سريان أو تدفق الإليكترونات flow electron لإنتاج جزىء ATP – لكن من المدهش حقاً أن مرحلة الإثارة الفردية الأولى هى التى تستغل فى عملية التمثيل الضوئى .

وتنتقل الطاقة بين الصبغات المساعدة والكلوروفيل عن طريق الرنين (resonance) ، وهو رنين موجى (wave resonance) ويمكن تشبيهه بالأمواج التى تتولد نتيجة لرمى أو لقذف حجر فى ماء البحيرة ، وحتى تنتقل الطاقة بالرنين الموجى فإن مانح الطاقة energy doner يجب أن يصدر إشعاعاً لاصفاً ذا ترددات يمكن أن يمتصها مستقبل الطاقة (energy acceptor) وبعبارة أخرى أن طيف الإشعاع اللاصف (طيف اللصف) (fluorescence spectrum) لمانح الطاقة يجب أن يتداخل (overlap) مع طيف الامتصاص

(absorption spectrum) لمستقبل الطاقة (energy acceptor) ، وينطبق هذا الشرط على الصبغات المساعدة وهى (الفيكوبلين ، الكاروتنويدات) وعلى الكلورفيل ، وحتى يكون انتقال الطاقة بالرنين الموجى جيداً – يجب أن تكون الجزيئات متلاصقة والمسافة بينها لا تتعدى ١٠٠ نانوميتر – وجزيئات الكلوروفيل تكون مرئية ومكدسة بطريقة تجعل المسافات بينها وبين الصبغات المساعدة مناسبة وموافقة لحدوث ظاهرة انتقال الطاقة بالرنين الموجى .

تأثير إمرسون Emerson Effect

تنتقل الطاقة الضوئية الممتصة بالصبغات المساعدة إلى كلوروفيل أ وذلك قبل أن تصبح فعالة فى عملية التمثيل الضوئى . وقد لاحظ العديد من الباحثين الذين عملوا باستقلال عن بعضهم البعض – ظاهرة غريبة عند دراستهم للدور الفسيولوجى للصبغات فى عملية التمثيل الضوئى ، وخلاصة هذه الظاهرة هو أن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ كان أقل فعالية وكفاءة فى عملية التمثيل الضوئى عن مثيله الممتص بالصبغات المساعدة (الفيكوسياتين فى الطحالب الخضراء المزرقة – الفيكوإريثرين والفيكوسيانين فى الطحالب الحمراء) – ويوضح شكل (١٣ – ٥) أطياف الامتصاص وأطياف العمل للطحلب الأحمر Porphyra nereacystis التى توضح هذه الظاهرة



شكل ١٣ – ٥ : أطياف الامتصاص والعمل للطحلب الأحمر Porphyra nereocytis لاحظ النقص الواضح فى النشاط فى منطقة الضوء التى طول موجاتها ينحصر ما بين ٦٧٥ – ٦٨٠ نانوميتر – على الرغم من أن امتصاص الثالوث thallus يظهر ذروة امتصاص محددة وواضحة فى هذا المجال .

عن : L.R. Blinks. 1964. In A.C. Giese, ed, Photophysiology. New Yourk: Academic Press. Reprinted by permission

وقد لوحظت هذه الظاهرة أيضاً عند دراسة قياسات ظاهرة اللصّف الخاصة بكلوروفيل أ – فقد وجد أن الضوء الممتص بصبغة الفيكوبلين المساعدة يزيد من لصف كلوروفيل أ عن الضوء الممتص مباشرة بكلوروفيل أ .

وأحد التفسيرات لهذه الظاهرة التى تبدو متناقضة مع المنطق – هو أن كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو نموذجين أو صيغتين – إحداهما نشطة فى كل من التمثيل الضوئى والإشعاع اللاّصف (أى نشطة تمثيلياً ولصفياً) photosynthetically active fluorescent form والصورة الثانية غير نشطة فى عملية التمثيل الضوئى ولا فى الإشعاع اللاصف – ويعتقد الباحثون أن الطاقة الضوئية الممتصة بصبغات الفيكوبلين لها أفضلية الانتقال إلى صورة كلوروفيل أ النشطة تمثيلياً ولصفياً – وللأسف فإن التجارب أثبتت خطأ هذا التفسير رغم أنه قدم لنا إمكانية وجود صور أو نماذج أو صيغ مختلفة من نظم الوحدات الضوئية التمثيلية (photosystem unit) وبتقدم العلم واستخدام الضوء أحادى اللون mono chromaticlight ذا الأطوال الموجية المختلفة . تمكن إمرسون Emerson أن يحسب ما سماه محصول أو غلة أو إنتاج الكوانتم quantum yield وهو عدد جزيئات الأوكسيجين المنطلقة فى عملية التمثيل الضوئى لكل كوانتم ضوئى ممتص – وتمكن إمرسون من حساب إنتاج أو محصول الكوانتم للموجات الضوئية المختلفة الطول للضوء المنظور أو المرئى (13) . ولاحظ إمرسون انخفاض محصول الكوانتم انخفاضاً معنوياً على الموجات الضوئية التى تكون أطول من ٦٨٠ نانوميتر والمعروف أن هذه الموجات (أطول من ٦٨٠ نانوميتر) تدخل فى منطقة ذروة الامتصاص الحمراء لكلوروفيل أ – وسميت هذه المنطقة بالسقطة الحمراء (red drop) ، والتى باكتشافها أضيف المزيد من الغموض المحيط بدور كلوروفيل أ فى التمثيل الضوئى .

بعد ذلك اكتشف إمرسون ومساعدوه بسرعة – إن الكفاءة المنخفضة لعملية التمثيل الضوئى التى تظهر على الموجات الضوئية التى يزيد طولها عن ٦٨٠ نانوميتر (السقطة الحمراء) ممكن أن تستعاد وذلك باستعمال الأشعة الأقصر طولاً فى آن واحد (مع بعض) مع الإشعة الحمراء (التى طول موجتها أكبر من ٦٨٠ نانوميتر) – ولقد وجد أن أثر استعمال النوعين مع بعض فى آن واحد على معدل عملية التمثيل الضوئى – يفوق ويزيد عن مجموع كل من النوعين من الأشعة عند استعمال كل منهما بمفرده – وسمى هذا الارتفاع أو الزيادة فى معدل التمثيل الضوئى نتيجة لاستعمال نوعى الأشعة مع بعض فى آن واحد بتأثير إمرسون Emerson effect .

نظامان للصبغة Two Pigment Systems

لاقى أثر إمرسون فى أواخر عام ١٩٥٠ م وأوائل عام ١٩٦٠ م إهتماماً كبيراً – وأصبح من الواضح أن عملية التمثيل الضوئى تحتاج إلى التفاعل بين مجموعتين متميزتين من الصبغات الفعالة أو العاملة وسميت بالنظم الضوئية (photosystems) هذا بالإضافة إلى أن العديد من تحليلات أطياف الامتصاص لكلوروفيل أ فى الأوراق الحية inviro أظهرت أن الجزء الأكبر من كلوروفيل أ يوجد على صورتين أو صيغتين أو نموذجين – إحداهما لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٧٣ نانوميتر وتُسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٧٣) (Chl a673) والأخرى لها ذروة امتصاص على الموجة ٦٨٣ نانوميتر وتسمى لذلك (كلوروفيل أ ٦٨٣) (Chl a683) (9)

وقد اكتشف كوك KoK صورة أخرى من كلوروفيل أ يمتص الموجات الضوئية أطول من ذلك (20) ولكنها توجد بكميات صغيرة عن كل من كلوروفيل أ ٦٧٣ ، كلوروفيل أ ٦٨٣ . وسمَّى كوك هذه الصورة (بكلوروفيل أ ٧٠٠) أو (P 700) (ص ٧٠٠) ولها ذروة امتصاص على موجة طولها ٧٠٣ نانوميتر (10) .

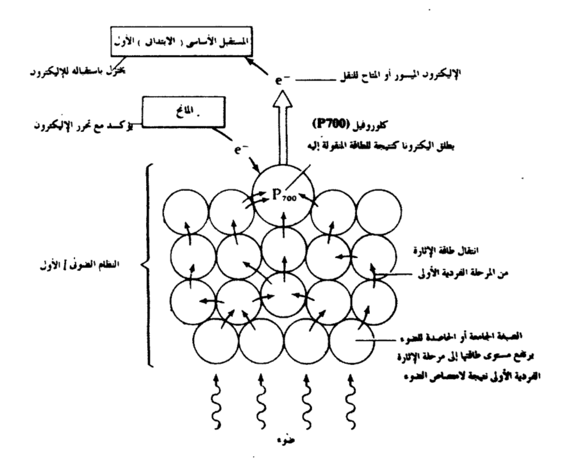
وتشمل المرحلة الكيموضوئية photochemical phase من التمثيل الضوئى نظامين ضوئيين منفصلين متميزين هما النظام الضوئى الأول والثانى . والنظام الضوئى الأول photosystem I يكون غنياً بكلوروفيل أ ويحتوى على كاروتنويدات وعلى كمية أقل من كلوروفيل ل وذلك بالمقارنة بالنظام الضوئى الثانى photosystem II – وفى كلا النظامين الضوئيين فإن معظم الصبغات تعمل على تجميع أو حصاد الطاقة الضوئية ونقلها على الأرجح عن طريق الرنين الموجى إلى جزيئات كلوروفيل أ الموجودة فى مراكز نشاط التفاعلات الكيموضوئية (photochemically active reactive centers) والتى تسمى المصايد traps .

ويتكون مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئى الأول من كلوروفيل p (P 700) – أما مركز النشاط الخاص بالنظام الضوئى الثانى فهو كلوروفيل أ له ذروة امتصاص على موجة طولها ٦٨٢ نانوميتر ولذا يسمى (P 686) أى (ص ٦٨٠) . وجزيئات كلوروفيل أ المانحة donor molecules تختزل مستقبل إليكترونى خاص (A) وبذلك تؤكسد نفسها – ومستقبلات أو حوامل الإليكترون electron carriers التى اختزلت تبدأ فى تدفق أو سريان الإليكترونات electron flow وتبدأ فى تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية (شكل ١٣ – ٦) ، (شكل ١٣ – ٧) .

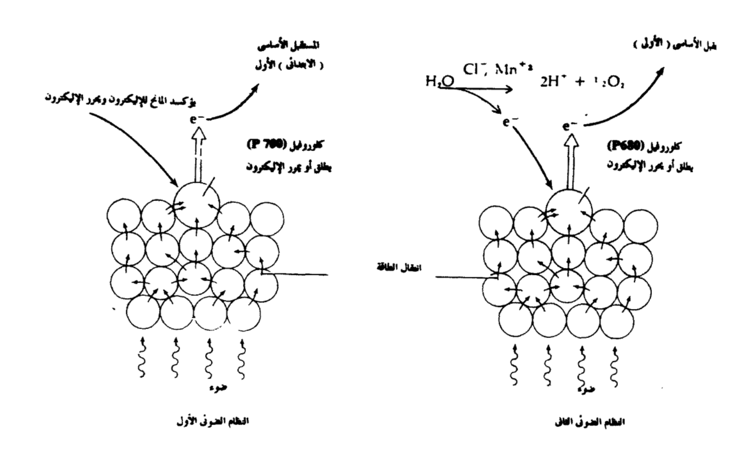
الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Unit

اعتقد الباحثون الأوائل أن حدوث عملية التمثيل الضوئى بالكامل يتطلب وجود الكلوروبلاستيدات الكاملة (intact chloroplasts) ، ولكن تمكن العديد من الباحثين خلال الخمس عشرة سنة الأخيرة من البرهنة على حدوث تفاعل فى أجزاء صغيرة للغاية من البلاستيدات الخضراء – وبناءاً على ذلك اقترح هؤلاء الباحثون أن البلاستيدات الخضراء ربما تتكون من العديد من الوحدات الضوء تمثيلية الصغيرة . وتعرف الوحدة التمثيلية الضوئية (الوحدة الضوء تمثيلية photosynthetic unit) بإنها أصغر مجموعة من جزيئات الصبغة التى تتعاون مع بعض لتؤثر على التفاعلات الكيموضوئية أى امتصاص وانتقال كوانتات الضوء إلى مراكز الاصطياد حيث سبب انطلاق وتحرر



شكل ١٣ – ٦ : حصاد أو جمع الطاقة بالكلوروفيل – يتسبب امتصاص كوانتات الضوء بجزىء الكلوروفيل فى رفع مستوى طاقته إلى حالة الإثارة الفردية Singlet excited state – وترحل الطاقة الضوئية من جزىء إلى جزىء بالرنين ويتسبب ذلك فى النهاية فى إثارة كلوروفيل P700 .



شكل ١٣ - ٧ : تتسبب الإثارة الضوئية لكلوروفيل P700 فى تحرر وسريان الإليكترونات إلى المستقبل الأول (الأساسى أو الابتدائى) - وبذلك يؤكسد P700 ويختزل المستقبل . وترحل الطاقة الضوئية الممتصة بالنظام الضوئى الأول من جزىء إلى جزىء بالرنين . ويختزل المستقبل بالإليكترونات المتدفقة من النظام الضوئى الثانى (أى كلوروفيل P680) - ويحصل النظام الضوئى الثانى على الإليكترونات التى يقذفها أو يحررها من الماء .

الإليكترونات - ونحن نعتقد أن الوحدة الضوء تمثيلية تتكون من حوالى ٤٠٠ جزىء كلوروفيل جامع أو حاصد للطاقة الضوئية ومن مركز اصطياد واحد والترتيب المحكم لجزيئات الكلوروفيل فى البذيرات أو الحبيبات grana يتيح فرصة ممتازة لانتقال الطاقة بالرنين الموجى - وتسمى مثل هذه الجزيئات من الكلوروفيل المكدسة بترتيب محكم لحصد أو جمع الضوء باصطلاح « الكلوروفيل الاستشعارى أو الهوائى » antennae chlorophyll وكوانتم الضوء الممتص بجزىء واحد من الكلوروفيل الاستشعارى أو الهوائى يرحل من جزىء إلى آخر حتى يتشتت كحرارة أو إشعاع لاصف fluorescence أو يستغل فى عمل كيمائى أى تكون NADP H², ATP وجزىء الكلوروفيل الذى امتص كونتات الضوء يرتفع مستوى طاقته إلى مستوى حالة الإثارة الفردية الأولى first singlet state ويظل هذا المستوى فى زمن قدره 10^{-9} من الثانية - وهو قت قصير لا يتيح

فرصة لهذه الطاقة أن تفعل أى عمل كيميائى - وعلى العموم فإن انتقال ورحيل طاقة حالة الإثارة الفردية الأولى بين جزيئات الكلوروفيل المرتبة بإحكام والقريبة من بعضها البعض يكون فعالاً ولا يكون الانتقال احتياطياً بدرجة كبيرة (21) - ويكون الانتقال فى حدود ١٠٠٠ جزىء/١٠$^{-١٢}$ من الثانية . وتكون أفضلية انتقال الكوانتم من صبغة لها ذروة امتصاص على موجات قصيرة (أى مستوى طاقته أعلى) إلى صبغة لها ذروة امتصاص على موجات أطول (أى مستوى طاقة أقل) .

وفى تفاعل الضوء الأول يوجد كلوروفيل (P 700) وذرة امتصاصه على موجه طولها ٧٠٣ نانوميتر - وفى تفاعل الضوء الثانى فإن الصبغة الحاصدة والجامعة للطاقة هى كلوروفيل (P 680) وذرة امتصاصه على موجة طولها ٦٨٠ نانوميتر .

وبمجرد أن تثار الصبغات - السابقة الذكر (P 700)،(P 680) فإنها تحرر الإليكترونات وبذلك تختزل مستقبلات الإليكترون وهذه بدورها تحرر الإليكترونات إلى جزيئات أخرى - وتشمل تفاعلات الأكسدة - الاختزال هذه العديد من المركبات العضوية التى تكون موجودة داخل البلاستيدات الخضراء - ولقد استنتج من وجود الشقوق الحرة فى البلاستيدات الخضراء على وجود أكثر من نظام لانتقال الإليكترونات electron transport system

إنتاج جزيئات NADP H ، ATP   Production of ATP and NADP H

بعد مناقشاتنا لمظاهر التفاعلات الكيموضوئية يمكننا الآن أن نصمم مخططاً للتمثيل الضوئى - ويجب أن نسأل أنفسنا - هل يحدد هذا المخطط بالبلاستيدات الخضراء فقط أم يشمل الخلية كلها .

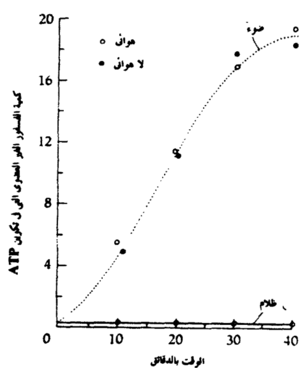
ونحن نعرف منذ أكثر من مائة عام أن التمثيل الضوئى مرتبط بالبلاستيدات الخضراء فقط - واعتقد العلماء لسنين عديدة أن تفاعلات الضوء تحدث فى البلاستيدات الخضراء فقط بينما تحدث تفاعلات اختزال CO_2 فى سيتوبلازم الخلية - وفى عام ١٩٥٤ م لاحظ الباحثون أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والتى وضعت تحت الظروف التجريبية الملائمة يمكنها تمثيل CO_2 - لذا فقد استنتج أن القوة التمثيلية assimilatory power أو القوة الاختزالية reducing power وهى NADPH واللازمة لإنجاز اختزال CO_2 لا بد أن تكون موجودة أو تنتج داخل البلاستيدات الخضراء نفسها .

الفسفرة التمثيل ضوئية (الفسفرة الضوء تمثيلية)

Photosynthetic Phosphorylation

أدى اكتشاف مقدرة البلاستيدات الخضراء المعزولة على تمثيل أو تثبيت غاز CO_2 - إلى فهم أو استيعاب أن هذه العضيات تحتوى على الإنزيمات اللازمة لإنتاج جزىء ATP واللازم لتمثيل غاز CO_2 وإنتاج الكربوهيدرات .

ولقد أثبت أرنون Arnon (4,5) أن البلاستيدات الخضراء المعزولة والمضاءة لها المقدرة على إنتاج جزيئات ATP واطلقوا على هذه العملية اسم الفسفرة الضوئية photophosphorylation أو الفسفرة الضوء تمثيلية photosynthetic phosphorylation ومن الجدير بالذكر أن تكوين معظم جزيئات ATP فى الميتوكوندريا يتم عن طريق عملية الفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation وتختلف عملية تكوين جزيئات أدينوسين ثلاثى الفوسفات فى البلاستيدات الخضراء فى أنها مستقل عن التأكسدات التنفسية - ويوضح شكل (١٣ - ٨) استقلال أو عدم اعتماد الفسفرة الضوء تمثيلية عن O_2 الجزيئى .



شكل ١٣ - ٨ : إندماج (اتحاد) الفوسفور الغير عضوى (Pi) فى تكوين جزىء ATP فى البلاستيدات الخضراء المهشمة (المكسرة) لاحظ اعتماد العملية على الضوء واستقلالها عن الأوكسيجين (عملية الفسفرة الضوء تمثيلية)

عن : **D. Arnon. 1959. The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp. Biol. 11:181**

والأهمية الحقيقية فى شكل (١٣ - ٨) هى أن الطاقة الضوئية قد استغلت فى تكوين جزىء ATP أو بعبارة أخرى أن الطاقة الضوئية تحولت إلى طاقة كيميائية - ولكن جزىء ATP هو أحد المتطلبات اللازمة لإنتاج الكربوهيدرات - ولا بد من توفر مختزل ما reductant يمد العملية بالإليكترون أو الهيدروجين :

وفى عام ١٩٥١ استطاع أرنون Arnon (٢) أن يثبت أن الكلوروبلاستيدات المعزولة والمعرضة للضوء لها المقدرة على اختزال نيكليوتيد البيريدين pyridine nucleotide وبعد ذلك أوضح الباحثون أن مركب NADPH هو نيكليوتيد البيريدين النشط والفعال فى عملية التمثيل الضوئى (6) - ففى وجود الماء ومركب أدينوسين ثنائى الفوسفات (ADP) والأرثونوسفات (P_i) - اختزلت البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من NADP وتصاعد O_2 كما فى المعادلة :

$$2\,ADP + 2\,P_i + 2\,NADP + 4\,H_2O \xrightarrow[\text{energy}]{\text{light}} \text{(chloroplasts)}\; 2\,ATP + O_2 + 2\,NADPH + 2\,H_2O$$

وكما تدل هذه المعادلة وكذلك شكل (١٣ - ٩) على أن تصاعد مول واحد من O_2 يصاحبه اختزال مول واحد من المرافق الإنزيمى نيكوتين أميد ثنائى النيكليوتيد فوسفات ويتأستر estrification مول واحد من الأرثوفوسفات .

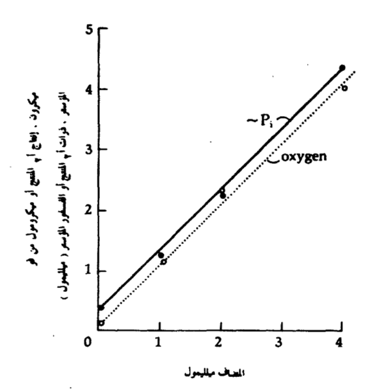
وكما هو موضح فى شكل (١٣ - ١٠) ، (١٣ - ١١) فإن جزيئات الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وجزيئات [نيكوتين أميد ثنائى النيكليوتيد - الفوسفات - هيدروجين] هى مصدر الطاقة والقوة الاختزالية لتثبيت واختزال ثانى أكسيد الكربون .

ملاحظة : فى عملية التمثيل الضوئى فى البكتيريا يستبدل جزىء NADPH بجزىء NADH (٣٤) .

مخطط Z لانتقال الإليكترون والفسفرة الضوئية

Z- Scheme: Electron Transport and Photophosphorylation

وسُمى هذا المخطط بسبب شكله المشابه لحرف Z — لاحظ شكل (١٣ -



شكل ١٣ - ٩ : إندماج الفوسفور الغير عضوى لتكوين جزىء ATP وذلك فى وجود تركيزات مختلفة من NADP فى الكلوروبلاستيدات المعزولة . لاحظ العلاقة الخطية المتوافقة بين كمية NADP التى أمدت بها الكلوروبلاستيدات وكمية الفوسفور الغير عضوى التى أدخلت أو اندمجت فى تكوين ATP - لاحظ كذلك أن انطلاق O_2 من الكلوروبلاستيدات يكون متوازياً مع كمية الفوسفور الغير عضوى المندمجة فى جزىء ATP

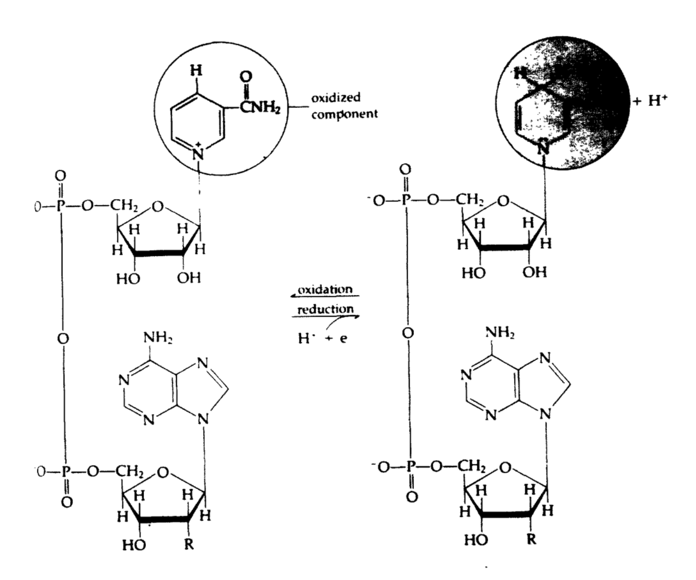
عن : D. Arnon. 1959. The photochemical apparatus—its structure and function. Brookhaven Symp, Biol. 11:181

تفاعل طارد للطاقة

تفاعل ماص للطاقة

شكل ١٣ - ١٠ : العلاقة بين ADP أدينوسين ثنائى الفوسفات ، ATP أدينوسين ثلاثى الفوسفات - لاحظ أن ATP يملك قدراً من الطاقة أكبر (ADP) - وفى أثناء تحول جزىء (ATP) إلى (ADP) تتحرر الطاقة التى تستغل بالطرق المختلفة فى الكائن الحى . لاحظ إنتاج الفوسفور الغير عضوى (Pi) والبروتون (H^+) - وفى الكائنات الحية يعمل جزىء ATP كمصدر كبير وأساسى للطاقة الكيميائية .

١٢) – وهو يوضح كيفية انتقال الإليكترون وإنتاج جزيئات (NADPH, ATP) وهذا المخطط يتكون من حصيلة العديد من الأبحاث لذا فهو عرضة لتغيرات وتفسيرات كثيرة – وعلى الرغم من أننا لن نستطيع أن نعطى كل التفاصيل والأفكار المختلفة للتفاعلات الكيموضوئية وعلاقتها بهذا المخطط – ولكننا سنشرح الآراء الكبرى والمهمة ويجب أن نعرف أن العلماء جميعاً لم يتفقوا على التفاصيل ولا على تسلسل التفاعلات الوسطية .

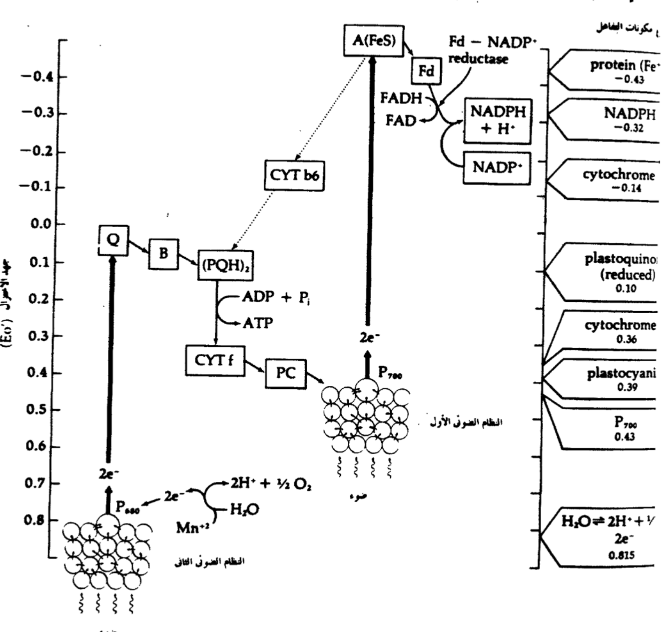


R equals OH; nicotinamide adenine dinucleotide (NAD^+) ⟶ NADH
R equals OPO_3H_2; nicotinamide adenine dinucleotide ($NADP^+$) ⟶ NADPH

شكل ١٣ – ١١ : تركيب مركب نيكوتين أميد ثنائى النيكليوتيد – فوسفات (NADP) ومركب نيكوتين أميد ثنائى النيكليوتيد (NAD) – والمركب الأول يختلف عن الثانى فى أنه يحتوى على الفوسفات على ذرة الكربون الثانية من السكر هذه المرافقات الإنزيمية مهمة فى عمليات الأكسدة – الاختزال (الأخسدة) فى التمثيل الضوئى (NADP) والتنفس (NAD) – والمرافقات المختزلة وهى $NADPH + H^+$ (NADPH) مهمة فى اختزال وتثبيت CO_2 .

الفسفرة الضوئية الغير دائرية Noncyclic Photophosphorylation

ربما يكون انسياب الإليكترونات داخل الثيلاكويدات يبدأ فى آن واحد لكل من النظامين الضوئيين وذلك من خلال التفاعلات المتكاملة والمترابطة بينهما وكذلك يرتبط بالنظامين انحلال الماء ضوئياً photolysis of water – وهو الذى يمد النظام ككل بالإليكترونات اللازمة لإنتاج جزىء أدينوسين ثلاثى الفوسفات والمرافق الإنزيمى المختزل



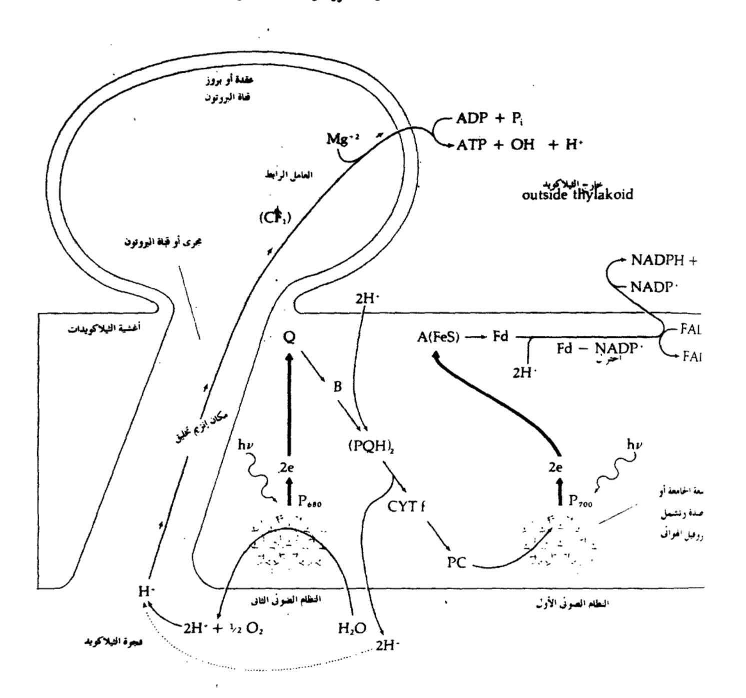
شكل ١٣ – ١٢ مخطط Z وهو يوضح انتقال الإليكترونات الذى يسببه الضوء فى عملية التمثيل الضوئى – ويوضح الفسفرة الدائرية والغير دائرية – الاختصارات هى PQ (بلاستوكوينون) ، $CYTb_6$ (سيتوكروم ب٦) ، CYTf (سيتوكروم ف) PC (بلاستوسيانين) ، [A(Fes)] (المستقبل وهو البروتين الحامل للحديد والكبريت) ، Fe (فيريدوكسين) ، FAD (فلافين أدينين ثنائى النيوكليوتيد.) ، FADH [الصورة المختزلة وهى فلافين أدينين ثنائى النيكليوتيد – ن) .

وهو نيكوتين أميد ثنائى النيكليوتيد - فوسفات وهذا التكامل بين النظامين الضوئيين يشار إليه فى العادة بالفسفرة الضوئية الغير دائرية ، وهى تمثل إحدى الوسائل لإنتاج الإدينوسين ثلاثى الفوسفات داخل الكلوروبلاستيدات ويمكن أن نشير إليها أيضاً بانتقال الإليكترون الغير دائرى non- cyclic electron transport وكما هو موضح فى شكل (١٣ - ١٢) - فبعد إثارة كلوروفيل أ (P 700) وهو الكلوروفيل الصائد أو القانص trap chlorophyll للنظام الضوئى الأول - فإن الإليكترونات تسرى أو تتدفق إلى مستقبل إليكترونى أساسى أو ابتدائى غير معروف الهوية primary electron acceptor ويعتقد أنه بروتين حامل للحديد والكبريت ويرمز له [A (Fes)] وبعد ذلك تسرى الإليكترونات إلى الفيريدوكسين Ferrredoxin وفى النهاية تذهب إلى [NADP +] فيختزل إلى [NADPH + H +] وللاختصار يرمز له بالرمز [NADPH] وانتقال الإليكترونات إلى [NADP +] يولد فراغاً أو تجويفاً فى النظام الضوئى الأول - ويكمل هذا العجز عن طريق إثارة كلوروفيل أ (P 680) فى الضوء الثانى - والخطوات التالية للتدفق أو القذف الضوئى للإليكترونات photoegection of electrons تشمل انتقالها إلى كلوروفيل أ (P 700) من خلال مجاميع من حوامل الإليكترون مثل (Q),(B) ، والبلاستوكونيون (CYTF), plastoquinone (PQ) سيتوكروم ف (PC) Cytochrome F البلاستوسيانين plastocyanin - أما حوامل (Q), (B) فهى مركبات غير معروفة التركيب والهوية حتى الآن .

وكما هو موضح فى شكل (١٣ - ١٢) فإن البلاستوكونيون يقذف البروتونات ويمرر الإليكترونات إلى السيتوكروم ف - وفى هذا الموضع ينتج جزىء الأدينوسين ثلاثى الفوسفات [لاحظ شكل ١٣ - ١٢ - ، ١٣ - ١٣] - والفراغ الذى تولد فى النظام الضوئى الثانى يملأ بالإليكترونات الناشئة من انشقاق الماء ضوئياً وهكذا فإن مرور أو تدفق أو سريان الإليكترونات يحتاج إلى النظامين الضوئيين ويكون نتيجته تخليق كل من [NADPH,ATP] أو بعبارة أخرى فإن الإليكترونات تصرف وترشح لإنتاج هذين المركبين .

الفسفرة الضوئية الدائرية Cyclic Photophosphorylation

يوجد طريق واحد - من الوجهة النظرية - لوقف فعالية الفسفرة الضوئية الغير دائرية - وهو إضاءة البلاستيدات الخضراء بموجات ضوئية طولها أكبر من ٦٨٠



شكل ١٣ – ١٣ : أغشية ثيلاكويدات البذيرات أو الحبيبات توضح مكان الفسفرة الضوئية وربطها بتدفق الإليكترونات لإنتاج جزىء (ATP) تبعاً لنظرية ميتشل Mitchell – العامل الرابط (CF) يعتقد أنه إنزيم ATP-ase (أدينوسين تراى فوسفاتيز) – (B) , (Q) غير معروفين الهوية والتركيب .

نانوميتر – وتحت هذه الظروف فإن النظام الضوئى الأول ينشط – ولا تزال الإليكترونات من الماء ويتضح ذلك من نقص O_2 المتصاعد – وعندما يتوقف سريان الإليكترونات من الماء فإن الفسفرة الضوئية الدائرية تتوقف أيضاً ويترتب على ذلك إعاقة تمثيل CO_2 – وبإعاقة تمثيل CO_2 فإن جزيئات [NADP] أى المرافق الإنزيمى

المؤكسد لا يصبح متاحا أو ميسوراً كمستقبل للإليكترون .

وتنشيط النظام الضوئى الأول بالموجات الضوئية أطول من ٦٨٠ نانوميتر يسبب سريان الإليكترونات من كلوروفيل (P 700) إلى المستقبل [A (Fes)] وعندما لا تسرى الإليكترونات إلى [NADPt] فإنها تسرى إلى السيتوكروم ب٦ ($CYT\ b_6$) وهذا بدوره يمررها مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) عن طريق السيتوكروم ف (CYTF) والبلاستوسيانين (PC) لاحظ شكل (١٣ - ١٢) - وتوجد أدلة توضح أن البلاستوكويتون هو المستقبل الأساسى أو الأول للإليكترون من مركب [A (Fes)] بدلاً من السيتوكروم ب٦ ($CYT\ b_6$) وهذا هو الأرجح لأن وجود البلاستوكويتون (PQ) يكون ضرورياً ولازماً لاستقبال البروتون عبر أو خلال أغشية الثيلاكويدات لإنتاج الإدينوسين ثلاثى الفوسفات .

وبالرغم من أن بعض المخططات توضح أن تخليق جزىء (ATP) فى الفسفرة الضوئية الدائرية - كما هو متوقع نظرياً يحدث فى موضعين هما بين [A (Fes)] والسيتوكروم ب٦ - أما الموضع الثانى فهو بين سيتوكروم ب٦ وسيتوكرم ف - ولكن هذا لا يحتمل حدوثه دون توسط البلاستكوينون . ويدل اصطلاح الفسفرة الدائرية الضوئية على أن دورة الإليكترون تبدأ من المانح وهو كلوروفيل (P700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإليكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) المثار إلى المستقبل وهو [A (Fes)] ثم يعود الإليكترون نفسه مرة ثانية إلى كلوروفيل (P 700) مع توليد جزىء ATP - ويعتقد أن الفسفرة الضوئية الدائرية تعطى قدراً محدوداً من الإدينوسين ثلاثى الفوسفات - وفى شكل (١٣ - ١٣) فإن طريق الإليكترونات الغير معروف وواضح يشار إليه بالخط المنقط .

المستقبلات والموانح الأساسية (الابتدائية) للإليكترون

Primary Electron Acceptors and Donors

قبل أن نتقدم أبعد من ذلك فى مناقشاتنا عن الفسفرة الضوء تمثيلية دعنا نلقى نظرة على الاختزال الضوء تمثيلية لمركب NADP أو photosynthetic NADP reduction - ففى أواخر عام ١٩٥٠ م اعتقد العلماء أن اختزال [$NADP^+$] يرتبط مع عامل ذى طبيعة بروتينية ذائبة وجد فى البلاستيدات الخضراء . ولاحظ أرنون Arnon (6) ومساعدوه أن هذا العامل يفضل اختزال [$NADP^+$] وإطلاق O_2 وسمى [عامل اختزال $NADP^+$]

أى NADP- reducing factor – ثم عزل هذا العامل وأطلق عليه اسم [نيوكليوتيد البيريدين الضوء تمثيلية الاختزالى] أى photosynthetic pyridine nucleotide reductase (PPNR) وحيث أن له طبيعة ونشاط العوامل المساعدة – فإن نشاطه يظهر عند إضاءة البلاستيدات الخضراء (27) .

وفى عام ١٩٦٢ اكتشفت طبيعة (PPNR) واكتشف Tajawa & Arnon (٣١) أن (PPNR) أحد أفراد مجموعة البروتينات غير الهيم وغير الثلافين – لكنه بروتين يحتوى على حديد ويوجد بصفة عامة فى البلاستيدات الخضراء ، ونحن نستعمل الاصطلاح العام وهو الفيريدوكسين Ferredoxin لوصف هذه البروتينات ، ولقد عزل العلماء بروتينات مختلفة من عائلة الفيريدوكسين Ferredoxin family من الكلوروبلاستيدات الخاصة بالعديد من النباتات – ولقد عزا العلماء لأفراد هذه العائلة العديد من الوظائف – ولقد عرف الفيريدوكسين سابقاً باسم [العامل المختزل للميثاموجلوبين] أو (methaemoglobin-redicing factor) وعرف كذلك باسم NAD- reducing factor- وكذلك باسم (PPNR) السابق الإشارة إليه وعرف باسم العامل المختزل للهيم heme- reducing factor أو اسم الإنزيم الأحمر red enzyme وقبل اكتشاف الفيريدوكسين كان يعتقد أن [$NADP_+$] هو المستقبل الأول للإليكترونات وعلى أى حال فإن كلاً منهما لا يعتبر أن المستقبل الأول للإليكترونات من كلوروفيل (P700) وتوجد دلائل على وجود وسيط بين الفيريدوكسين والنظام الضوئى الأول وهو كما سبق الإشارة إليه مركب [A (Fes)] وفى مخطط Z السابق اعتبر البلاستوكوينون هو المستقبل الأساسى أو الأول للإليكترون المقذوف من كلوروفيل (P680) ويشك العلماء فى كفاية جهد الأكسدة – الاختزال Oxidation- reduction potential أو الجهد الأخسدى redox potential لمركب البلاستوكوينون لكى يقوم بوظيفة المستقبل الأول أو الأساسى للإليكترونات من كلوروفيل (P 680) – ومن المعروف أن مركبات الكوينون quinones توجد بوفرة فى البلاستيدات الخضراء فمن المحتمل أن أحد مركباتها يقوم بوظيفة المستقبل الأول . وفى شكل (١٣ – ١٣) يقوم الكوينون (Q) مقام المستقبل الأول الغير معروف والذى يطفى الإشعاع اللاصف لكلوروفيل أ quenches the fluorescence of chlorophylla أما البلاستوكوينون فإنه يختزل باستقبال الإليكترونات من الكوينون خلال (B) وهو مستقبل غير معروف الهوية يكون مرتبطاً مع بروتين النظام الضوئى الثانى . أما البلاستوكوينون المختزل فإنه يؤكسد بانتقال الإليكترون إلى سيتوكروم ف (CYTF) – ويعتبر كل من (CYTF) والبلاستوسيانين plastocyanine وهو بروتين يحتوى

على نحاس – المانح المباشر للإليكترون لكلوروفيل (P700) المؤكسد بالضوء (لأنه فقد اليكتروناً) – ويوجد كل من المركبين فى أنسجة النباتات والطحالب التى تقوم بالتمثيل الضوئى – وكلا المركبين لهما جهد أخسدى يقارب جهد كلوروفيل (P700) وهو فى حدود (٠,٤٣ فولت) – وتوجد دلائل تشير إلى أن البلاستوسيانين يكون فى موضع أقرب من (CYTF) إلى المركز النشط للتفاعلات الضوئية لكلوروفيل (P700) فى نظام الضوء الأول – لذا فإنه يعتبر أى البلاستوسيانين هو المانح المباشر لكلوروفيل (P700) المؤكسد ضوئياً – وفى هذه الحالة فإن السيتوكروم – ف (CYTF) يرسل الإليكترونات إلى البلاستوسيانين .

الآليات (الميكانيزمات) المقترحة لتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات

Proposed Mechanisms of ATP Formation

يرتبط سريان أو تدفق الإليكترونات بفسفرة جزىء الأدينوسين ثنائى الفوسفات إلى الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتكوين الماء والأدلة على هذا الارتباط أسست على الملاحظات الآتية :

١) فى وجود العوامل الفاصلة uncoupling agents يثبط إنتاج (ATP) بينما يستمر سريان أو تدفق الإليكترونات بل فى الغالب يزداد معدل التدفق – وعند إزالة العامل الفاصل فإن إنتاج (ATP) يسير جنباً إلى جنب مع خطوات انتقال الإليكترونات .

٢) عندما يعاق انتقال الإليكترونات باستخدام مبيدات الحشائش مثل diuron, Triazines, bis carbomates, Triazinones فإن عملية الفسفرة تثبط (أى إنتاج ATP)

٣) لاحظ العلماء أن أكسدة NADPH أو NADH فى التنفس FADH تتم فى آن واحد مع تكوين (ATP) وعلى الرغم من أن العلماء قد درسوا باستفاضة سريان أو تدفق الإليكترونات مع ارتباطه بالفسفرة – لكنهم حتى الآن لم يوضحوا الآليات (الميكانيزمات) بالكامل – وعلى العموم فإن نتائج التجارب اقترحت النظريات التالية :

١ –الارتباط التكوينى أو التركيبى Conformational Coupling

ويتركز على فكرة أن أغشية الميتوكوندريا أو ثيلاكويدات الكلوربلاستيدات تعانى تغيرات تكوينية أو تركيبية سبباً حالات ذات مستوى طاقة عالى تساعد على تحرير الطاقة

لإنزيم ATP-ase [أدينوسين تراى فوسفاتيز] الذى يحفز إنتاج (ATP) – ويجب أن نلاحظ أن إنزيم ATP-ase يحفز تحليل ATP إلى ADP والفوسفور الغير عضوى (Pi) – لكن هذا الإنزيم يعمل فى اتجاه التخليق إذا توفر له القدر الكافى من الطاقة . وتُظهر صور الميكروسكوب الإليكترونى الاختلافات التكوينية فى تركيب أغشية (الميتوكوندريا) أثناء نشاطها – لكن ينقصنا دليل واضح يوضح العلاقة بين نشاط الأغشية وانتاج الأدينوسين ثلاثى الفوسفات .

٢ – الارتباط الكيميائى Chemical Coupling

ظهرت هذه النظرية فى عام ١٩٦٠ م – وهى تقترح أن هناك بروتين رابط غير معروف الهوية يقوم بنقل الطاقة بين سريان الإليكترونات وتكوين الأدينوسين ثلاثى الفوسفات وتبعاً لهذه النظرية – فإن هذا العامل الرابط يعتقد أنه بروتين (CF) يكوّن فى البداية مركب أو معقد غنى بالطاقة مع أحد حوامل الإليكترون high-energy CF Complex ويشارك هذا المركب فى موضع الفسفرة فى سلسلة نقل الإليكترون وتكوين أو معقد [CF- carrier complex] هو تفاعل ماص للحرارة – ومصدر الحرارة اللازمة لإنجاز هذا التفاعل تأتى من الحرارة المتحررة أثناء انتقال الإليكترون . بعد ذلك يدخل مركب [CF- Carrier comple] فى تفاعل تبادلى وفيه تتبادل الفوسفات الغير عضوية (Pi) مع حامل الإليكترون لتكوين مركب [العامل الرابط المفسفر ذو الطاقة العالية) أى [(CF- p)- Complex] – والذى بعد ذلك يحرر الفوسفات الغنية بالطاقة إلى مركب الأدينوسين ثنائى الفوسفات ليكون الأدينوسين ثلاثى الفوسفات ، وبذلك يكون تكوين (ATP) عن طريق تفاعل ماص للحرارة ينجز أو يتم عن طريق عامل رابط coupling factor بنقل الطاقة الخاصة بالإليكترون والذى اكتسبها من الضوء (فى حالة التمثيل الضوئى) أو من أكسدة المواد العضوية (تنفس) . وبالرغم من أن هذه النظرية توافق تأثيرات المثبطات والعوامل الفاصلة لكنها ليست فى قوة الربط الأزموكيميائية .

٣ – نظرية الربط الأزموكيميائية Chemiosmotic Coupling

وهذه النظرية لاقت قبولاً واستحساناً كبيرين لتفسيرها للفسفرة التأكسدية فى الميتوكوندريا ، وتلقى الآن أهمية كبيرة لتفسيرها عملية الفسفرة الضوئية فى أغشية الثيلاكويدات . ولقد اقترح ميشيل Michell (23, 24) فى عام ١٩٦١ م بعد ملاحظته أن أيونات الهيدروجين تتحرر من الميتوكوندريا المتنفسة على حساب الطاقة المنطلقة أثناء

تدفق أو انتقال الإليكترونات – أقترح ميشيل Micheu فكرة الربط الأزموكيميائى واقترح أن هناك تدرج فى تركيز البروتونات عبر غشاء الميتوكوندريا ويرجع هذا إلى تراكم الهيدروجين على أحد جوانب غشاء الميتوكوندريا – وتراكم البروتونات يكون ضرورياً لانتقال الطاقة للتفاعل الماص للحرارة أو الطاقة وهو فسفرة (ADP) لإنتاج (ATP) – بعد ذلك استغل Jagendorf (19) هذه الأفكار لإنتاج ATP فى البلاستيدات الخضراء – وأقام الدليل على أن تدرج [pH] غير أغشية الثيلاكويدات يشجع إنتاج (ATP) عندما وضعت البلاستيدات الخضراء فى الظلام زد على ذلك ما أثبته جاجندورف Jagendorf إن إضاءة البلاستيدات الخضراء تولد تدرجاً فى تركيز (H^+) أثناء عملية التمثيل الضوئى – ويوضح شكل (١٣ – ١٣) أن حاملات الإليكترونات تكون موجودة فى أغشية البذيرات أو الحبوب أو غشاء الجرانات grana lamella وأن عملية التحليل الضوئى أو الانشقاق الضوئى للماء تحدث داخل الثيلاكويدات – وينتج كل من [NADPH, ATP] على جوانب الثيلاكويدات الملامسة للحشوة أو السداة (الأستروما ومن مظاهر المخطط أو النموذج المهم شكل (١٣ – ١٣) هى حركية mobility البلاستوكوينون plastoquinone وهو الذى ينقل على الأرجح – الإليكترونات إلى سيتوكروم (CYTF) ويلتقط أيونات (H^+) على السطح الخارجى ويحرر كذلك البروتونات إلى قناة أو مجرى الثيلاكويد وبانتقال البروتونات إلى الداخل وإنتاج البروتونات من تحليل الماء ضوئياً يسبب تجمع البروتونات فى الداخل ويسبب كذلك تدرج فى [pH] غير أغشية الثيلاكويد فى اتجاه الحشوة (الخارج) حيث يكون تركيز الهيدروجين منخفضاً نسبياً – والغشاء نفسه يكون غير منفذاً للبروتونات المتركزة على جانب القناة والتى تمثل مصدراً للطاقة وتشبه بذلك الماء المتجمع خلف السد ، ويعتقد أن البروتونات تنساب من الداخل (داخل الغشاء) إلى جهة الحشوة (stroma) خلال ممر خاص من (CF) أعناق تنتهى بعقد أو بروزات على السطح الخارجى الذى يكون جهة الحشوة ، وهذه الأعناق أو العقد هى أماكن الفسفرة الضوئية ، وسريان البروتونات على طول التدرج يعطى الطاقة اللازمة للتفاعل التالى :

$$ADP + P_i \xrightarrow{ATPase} ATP + H_2O + 8,000\ cal/mole$$

ويعتقد أن سريان الإليكترونات يرتبط بالفسفرة الضوئية من خلال نشاط إنزيم ATP-ase (يسمى أيضاً العامل الرابط) كما سبق توضيحه .

وكما هو واضح فى شكل (١٣ – ١٣) فإن كل زوج من الإليكترونات تمر خلال

نظام نقل الإليكترونات أو سلسلة نقل الإليكترون ينتقل بروتونان عن طريق البلاستوكوينون المختزل ويتحلل جزىء من الماء ضوئياً ويتراكم أربع برونونات – ومن الوجهة النظرية ينتج جزىء واحد من ATP لكل ثلاث بروتونات تمرر خلال (CF) ، ومرحلة التفاعلات الضوئية للتمثيل الضوئى يمكن تلخيصها فى المعادلة التالية والتى تمثل التفاعلات الكيموضوئية ، الفسفرة الضوئية ، الاختزال الضوئى والأكسدة للماء انحلال أو انشقاق الماء ضوئياً)

$$2H_2O + 2NADP^+ + (ADP)_n + (P_i)_n \xrightarrow[(h\nu)_n]{\text{chloroplasts}} (ATP)_n + 2NADPH + 2H^+ + O_2$$

والمعادلة غير دقيقة بصفة عامة خصوصاً بالنسبة لإنتاج (ATP) – ونحن لا نعرف كم عدد جزيئات ATP المنتجة لكل جزىء O_2 المتصاعد ، وبعض الباحثين يعتقدون أن كل جزىء من O_2 المتصاعد يقابله إنتاج جزيئين من ATP ويعتقد آخرون فى إنتاج أربع من ATP – وكذلك لم يتفق الباحثون على عدد كوانتات الضوء اللازمة لتثبيت جزىء واحد من CO_2 فى فوسفات السكر ، ولقد اقترح Warburg فى عام ١٩٢٢ م أن أربعة من الكونتات الضوئية تكفى ولكن العديد من الباحثين لا يعتقدون فى هذا الرقم – ويعتقد الكثير من علماء النبات أن المعادل « أو المكافىء » الكيموضوئى photochemical equivalence الذى اقترحه انشتين يتطلب فعالية مقدارها ١٠٠٪ لذا يعتقد كثير من علماء النبات أن ثمانى كوانتات ضوئية على الأقل وربما أكثر من ذلك تكون ضرورية لكفاءة ٥٠٪ أو أقل (ثمانى كوانتات لكل عملية أربع إليكترونات) .

ومن المناقشات السابقة يتضح أنه يلزم من ٨ – ١٢ كوانتم ضوئى (فوتون) لإنتاج كمية من [NADPH, ATP] تكفى لتثبيت CO_2 – وبصفة تقريبية فإنه يلزم جزيئان من NADPH وثلاثة جزيئات من ATP لتثبيت جزىء واحد من CO_2 فى فوسفات السكر .

الأسئـلة

١٣ - ١ إشرح المساهمات المبكرة لكل من العلماء الآتية أسماؤهم فى فهم عملية التخليق الضوئى :

فان هلمونت Van Helmont ، ودورد Wood ward ، بريستلى priestley . إنجن هوس Ingenhousz ، دى سوسر de Saussure ، ماير Mayer . بلاكمان Blackman ، هِل Hill .

١٣ - ٢ ما هو مصدر الأوكسيجين المنبعث أثناء عملية التخليق الضوئى ؟

١٣ - ٣ إشرح قانون بلانك وقانون أينشتين للمكافىء الكيموضوئى ؟ - ماذا أوضح هذين العالمين عن عملية امتصاص الضوء بالكلوروفيل ؟

١٣ - ٤ إشرح كيف يكون تصورنا لإثارة صبغة الكلوروفيل بالاستعانة بفهمنا لمبدأ بولى Pauli's exclusion principle

١٣ - ٥ على أى أسس تستطيع أن توضح تأثير إمرسون المشجع لعملية التمثيل الضوئى ؟

١٣ - ٦ أى الموجات الضوئية تكون مثلى لتشجيع عملية التمثيل الضوئى ؟ وضح الحقائق المدعمة لإجابتك

١٣ - ٧ ما هى أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة التأكسدية والفسفرة الضوئية ؟

١٣ - ٨ ما هو مخطط (Z) للبناء الضوئى ؟ ما هى نواتج التفاعلات الضوئية ؟ وكيف يستعمل بعضها فى عملية تثبيت CO_2 ؟

١٣ - ٩ قد يولد انتقال الإليكترونات أثناء التفاعلات الكيموضوئية تجويفاً ''hole'' فى النظام الضوئى الأول ماذا يعنى هذا ؟ وكيف يتخلص من هذا العجز ؟

١٣ - ١٠ وضح التفكير المعاصر الخاص بميكانيكية تخليق ATP فى الثيلاكويدات الخاصة بالحبوب grana ؟

١٣ - ١١ فى غياب CO_2 قد تحدث ظاهرة اللصف للكلوروفيل الخاص بورقة خضراء - أما فى حالة وجود CO_2 - لا تلاحظ مثل هذه الظاهرة ؟ اعطى توضيحاً (تفسيراً) لهذه الظاهرة ؟

١٣ - ١٢ ما هى كمية الطاقة الضوئية اللازمة لإنتاج الطاقة الكيمائية لتثبيت جزيئاً واحداً من CO_2 فى فوسفات السكر ؟ استعن بالمراجع الإضافية لمناقشة الإجابة

١٣ - ١٣ فى أوقات محددة قد يرتفع مستوى CO_2 نسبياً فى جو الصوب الزجاجية - بينما فى بعض الأوقات الأخرى تكون كمية CO_2 منخفضة بدرجة محددة ليلة التمثيل الضوئى. وضح كيف تحدث هذه الظروف المتغيرة ؟

١٣ - ١٤ ما هى الإجراءات المتبعة للحفاظ على مستوى كافى من CO_2 فى الصوب الزجاجية لعملية التمثيل الضوئى فى الصوب الزجاجية ؟

١٣ - ١٥ ما هو دور أيون الكلور Cl^- فى عملية التمثيل الضوئى ؟ ما هى العناصر الأخرى المشتركة بطريقة مباشرة فى التفاعلات الضوئية ؟

قراءات مقترحة

Anderson, J.M. 1975. The molecular organization of chloroplast thylakoids. *Biochim. Biophys. Acta* 416:191–235.

Barber, J. 1982. Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:261–295.

Bearden, A.J., and R. Malkin. 1975. Primary photochemical reactions in chloroplast photosynthesis. *Q. Rev. Biophys.* 7:131–177.

Bearden, A.J., and R. Malkin. 1977. Chloroplast photosynthesis: the reaction center of photosystem I. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:247–266.

Blankenship, R.E., and W.W. Parson. 1978. The photochemical electron transfer reactions of photosynthetic bacteria and plants. *Ann. Rev. Biochem.* 47:635–653.

Bolton, I R. 1978. Primary electron acceptors. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., *The Photosynthetic Bacteria.* New York: Plenum Publishing.

Dutton, P.L., R.C. Prince, D.M. Tiede, K. Petty, K.J. Kaufmann, T.L. Netzel, and P.M. Rentzepis. 1977. Electron transfer in the photosynthetic reaction center. *Brookhaven Symp. Biol.* 28:213–327.

Fajer, J., M.S. Davis, A. Forman, V.V. Klimov, E. Dolon, and B. Ke. 1980. Primary electron acceptor in plant photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 102:7143–7145.

Feher, G., and M.Y. Okamura. 1978. Chemical composition and properties of reaction centers. In R.K. Clayton and W.R. Sistrom, eds., New York: Plenum Publishing.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry.* New York: Worth.

Malkin, R. 1982. Photosystem I. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:455–479.

Malkin, R., and A.J. Bearden. 1979. Iron-sulfur centers of the chloroplast membrane. *Coord. Chem. Rev.* 28:1–22.

Metzler, D.E. 1977. *Biochemistry.* New York: Academic Press.

Stryer, L. 1981. *Biochemistry,* 2nd ed. San Francisco: Freeman.

White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry,* 6th ed. New York: McGraw-Hill.

الفصل الرابع عشر

تثبيت واختزال ثانى أكسيد الكربون

Carbon Dioxide Fixation and Reduction

قطاع عرضى فى ورقة الذرة (Zea mays) يوضح تشريح غلاف الحزمة (الضفيرة) Kranz anatomy

Courtesy of C.J. Hillson, The Pennsylvania State University.



يتبع إنتاج الـ (ATP) والمرافق الإنزيمى المختزل ($NADP\ H_2$) من التفاعلات الكيميوضوئية – تثبيت CO_2 واختزاله إلى الكربوهيدرات .

ويرجع الفضل إلى ليبج Liebig فى وضع أول نظرية تخص اختزال CO_2 فى التمثيل الضوئى – واقترح ليبج أن الأحماض النباتية plant acids تشكل مركبات وسطية بين اختزال CO_2، والسكرات – ولكن ليبج لم يقدم أى دليلاً تجريبياً يدعم هذه النظرية – والتى طورها نتيجة ملاحظاته فقط – فلقد لاحظ أن الفاكهة أثناء نضجها تكون حامضية أولاً ثم تصير بعد ذلك ذات طعم سكرى .

وقدم باير Baeyer (1) فى عام ١٨٧٠ م أول نظرية تعارض نظرية ليبج – واقترح باير فى نظريته أن غاز CO_2 يختزل أولاً إلى الفورمالدهيد Formaldehyde ، بعد ذلك يتكاثف الفورمالدهيد Formaldehyde ، ليعطى السكرات – ولقد لاقت نظرية الفورمالدهيد قبولاً عاماً قوياً على الرغم من أنها لم تنل دعماً تجريبياً إلا قليلاً جداً – وفى الواقع فإن الفورمالدهيد يكون ساماً للعديد من النباتات ولو بتركيزات منخفضة جداً – كذلك وجد بوخناتز Paechnatz (36) أن نبات الألوديا Elodea وطحلب الكلوريللا chlorella ونبات أبو خنجر Tropaeolum ليست لهم المقدرة على استخدام الفورمالدهيد لتكوين السكر بل أنه وجد أن الفورمالدهيد بتركيزات منخفضة تصل إلى ٠,٠٠٣٪ يكون ساماً لكل من التنفس والتمثيل الضوئى .

المقتفيات المشعة Radioactive Tracers

دعنا نعود إلى الوراء مع تلك الأبحاث الدراسات المبكرة قبل عهد كالفن Calvin:

من الجدير بالذكر أن « مسلك الكربون فى التمثيل الضوئى » "Path of carbon in photosynthesis" لم يكتشف نتيجة لنظرية واحدة ولكنه ظهر نتيجة للتجارب الدقيقة للعديد من المعامل ، واشتملت هذه التجارب على التحقق والتأكد من وجود كل منتج وسطى فى هذا المسلك أو الطريق من البداية حتى اختزال الغاز إلى سكر ، ولعل مثل هذه التحليلات ،وبحث هوية أو التركيب الكيمائى لهذه المركبات تشكل مشكلة جسيمة وذلك بسبب الدور المشترك والمزدوج للعديد من النظم الإنزيمية فى عمليتى التنفس والتمثيل الضوئى كذلك بسبب الاختلاط الدائم للمركبات الوسطية بين عمليتى التنفس والتمثيل الضوئى ، وأصبح من الصعب تحديد انتماء مركب ما لأى من العمليتين ،

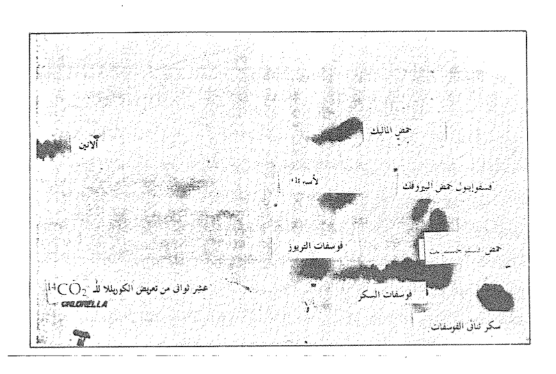
وعجزت الطرق والأجهزة العلمية فى هذا الوقت من حل هذه المشكلة المعقدة . وظهر الاحتياج إلى طريقة لوسم Tagging المركبات ، وذلك فى تجربة محددة الوقت – لكالن حى يقوم بعملية التمثيل الضوئى ثم تحديد الوضع الصحيح لهذه المركبات الموسومة فى سلسلة التمثيل الضوئى .

ويعتبر استخدام الكربون المشع (radioactive carbon) هو أول خطوة على الطريق لحل هذه المشكلة (42, 43,44) – وأظهرت مثل هذه التجارب أن تثبيت ثانى أوكسيد الكربون المشع [$^{11}G\ O_2$] فى أوراق الشعير وطحلب الكلوريللا يحدث فى هذا الضوء والظلام ، وعلى العموم فإن تثبيت CO_2 فى الظلام يستمر لفترة ثلاث ساعات فقط ، بعدها لا يحدث التثبيت فى أوراق الشعير . ولقد عجز الباحثون الأوائل فى الكشف والتحقق من هوية الناتج الأولى initial product لعملية التمثيل الضوئى – ولكنهم تحققوا من أن هذه المركبات تحتوى على مجموعة كربوكسيل تحتوى على أغلب النشاط الإشعاعى . وبسبب قصر النصف – عمر half-life للكربون(^{11}C)وهو فى حدود ٢٢ دقيقة . فإن العمل الرائد أو القيادى هؤلاء الباحثين كان محدوداً وقد تم حل هذه العقبة باستخدام نظير الكربون[$^{14}C_1$]وهو يقذف أشعة بيتا [B-ray emitter] ونصف – العمر له حوالى ٥٠٠٠ عام (43, 44) . وتوقفت أبحاث « اقتفاء أثر الكربون المشع » أثناء عملية التمثيل الضوئى – أثناء الحرب العالمية الثانية – وبعد انتهاء الحرب نشطت أبحاث استخدام.$^{14}CO_2$، وقدم كل من Calvin & Benson (12) عملهما المشهور وهو التحقق من المركبات الوسطية فى عملية تمثيل وتثبيت CO_2 .

التصوير الإشعاعى الذاتى Radioautograph

وبجانب استخدام النظير المشع [^{14}C] استخدمت كذلك طرق تجمع بين الورق الكروماتوجرافى والتصوير الإشعاعى الذاتى ، وتتيح طرق الورق الكروماتوجرافى الفصل الجيد للكميات الصغيرة من المركبات الوسطية من بين المعقدات المختلطة ، وتتيح طرق التصوير الإشعاعى الذاتى التحقق من هذه المركبات المفصولة على ورق الكروماتوجراف والتى تحتوى على النشاط الإشعاعى لثانى أكسيد الكربون المشع [$^{14}CO_2$. ويتم ذلك بتعريض ورق الكروماتوجرام لفيلم تصوير حساس ، فيعطى بقعاً عند اتصاله بالأماكن التى تحتوى على النشاط الإشعاعى (الكربون المشع) ، ويتم تحديد حساب الكميات النشطة إشعاعياً بإجراء نفس الطريقة على كميات معروفة ومحددة من الكربون المشع $^{14}C_1$ ثم تقارن الكثافة النسبية لكل من التجربة والعينة

المعروفة التركيز – ويمثل شكل (١٤ – ١) التصوير الإشعاعى الذاتى لإحدى التجارب على التمثيل الضوئى .



شكل ١٤ – ١ : التصوير الإشعاعى الذاتى للتمثيل الضوئى بعد عشر ثوانى من تعريض طحلب الكلوريللا لثانى أكسيد الكربون ($^{14}CO_2$) .

Courtesy of J.A. Bassham, Lawrence Berkeley Laboratory University of California, Berkeley.

طراز النباتات المستخدمة Type of Plants Used

استخدم كالفن ومساعدوه طحلبى Chlorella & Scenedesmus [كلوريللا وسكينيدسمس] ويفضل هذان الطحلبان الخضراوان خصوصاً فى دراسات تمثيل CO_2 لما لهما من مميزات فهما من الطحالب الوحيدة الخلية الصغيرة ويمكن الاحتفاظ بهما تحت الظروف المعملية . هذا بالإضافة إلى أنه من الممكن أن تنموا فى مستعمرات مزرعية ، وذلك يتيح عمل التجارب على مجاميع كبيرة من الطحلب وبذلك تقل الاختلافات الفردية ، والأهم من ذلك أن هناك كمية كبيرة من الأبحاث التى نشرت عن فسيولوجيا هذين الطحلبين ، وكل هذه المميزات تجعل هذين الطحلبين مادة بيولوجية متماثلة وقابلة للتكرار ، وهذا عامل مهم لأى أبحاث تفصيلية للأيض .

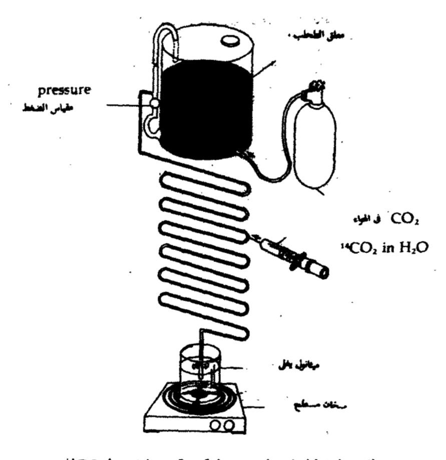
تسلسل تكوين المنتجات Sequence of Product Formation

لقد حل الباحثون أكثر من مشكلة فقد أوجدوا طريقة تسمح بتعريض الطحلب لثانى أكسيد الكربون المشع [$^{14}CO_2$] لفترة وجيزة جداً وذلك للتحقق من المركبات الموسومة فى أولى خطوات تمثيل $^{14}CO_2$ – ولقد وجد الباحثون حلاً بسيطاً وذكياً لهذه المشكلة فقد وضع معلق الطحلب [الكلوريللا أو سكينيدسمس chlorella or Scenedesmus] فى وعاء شفاف وسمح لها أن تقوم بعملية التمثيل الضوئى تحت ظروف ثابتة من الحرارة والضوء ، ودفع غاز CO_2 على هيئة فقاعات فى هذا الوعاء تحت الظروف المثالية لكل من درجة الحرارة والضوء ، وبذلك نصل إلى حالة من الثبات لتمثيل CO_2 . بعد ذلك تمرر خلايا الطحلب خلال أنبوبة شفافة ضيقة إلى كأس به ميثانول يغلى وبذلك ينتهى كل النشاط الأيضى .

وحسبت قيمة الوقت اللازم لعبور معلق الطحلب فى الأنبوبة لذا حقن $^{14}CO_2$ فى الأنبوبة فى أماكن معلومة . فإن وقت تعريض الطحلب للكربون المشع يمكن حسابه ، ويختلف وقت التعريض من دقيقة حتى ١٥ ثانية ، وبعد قتل الطحلب فى المستخلص الكحولى . يؤخذ لتحليله بالطرق السابق وصفها .

ولقد وجد أن اندماج الكربون المشع يكون ذا علاقة خطية مع مدة التعريض لغاز $^{14}CO_2$ – مما يدل على حدوث حالة من الثبات أو الاستقرار steady state لعملية التمثيل الضوئى . وشكل ١٤ – ٢ يوضح مخططاً يمثل الجهاز الذى استعمله كالفن ومساعدوه .

ولقد اتضح أنه إذا تعرض الطحلب لمدة خمس ثوان فقط لغاز $^{14}CO_2$.. فإن أغلب الكربون المشع وجد فى حمض ٣ – فسفوجليسريك 3- phosphoglyceric acid (3PGA) وهو مركب ثلاثى الكربون – زد على ذلك فقد تركز أغلب الكربون المشع فى مجموعة الكربوكسيل لهذا الحمض . أما إذا طالت مدة التعريض من ٣٠ إلى ٩٠ ثانية فإن أغلب الكربون المشع وجد فى فوسفات الهكسوز (hexose phosphates) وكذلك فى حمض –٣– فسفوجليسريك (PGA) ، وحيث أن ذرتى الكربون الثالثة والرابعة لفوسفات الهكسوز تحتوى على معظم النشاط الإشعاعى ، فمن المنطقى والمعقول أن نرجع أن هذا النشاط الإشعاعى نشأ من حمض ٣ – فسفوجليسريك عن طريق ٣ – فسفوجليسرالدهيد (3- phosphoglyceraldehyde) الذى يمكن أن يتكون منه ، فركتوز ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات (Fructose 1,6- diphosphate) ، وجلوكوز – ١– فوسفات glucose -1-



شكل ١٤ - ٢ : نظام تدفق الطحلب لتعريضه لوقت قصير لغاز ($^{14}CO_2$)

Reprinted with permission from J.A. Bassham et al. 1954. J.Am. Chem. Soc. 76:1760. Copyright by the American Chemical Society.

phosphate - ويتكون النشا والسكروز[١] من جلوكوز - ١ - فوسفات بطريقة مباشرة . والمرافق المختزل ($NADPH_2$) هو العامل المختزل أي الذى يقوم باختزال حمض ٣ - فسفوجليسريك إلى ٣ - فسفوجليسرالدهيد فى عملية التمثيل الضوئى .

وعلى الرغم من أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات المشتق أو الناتج من دورة كالفن يكون متناظراً فى النشاط الإشعاعى الكربونى لكن فوسفات الجلوكوز المتكون فى التمثيل الضوئى يكون غير متناظر فى النشاط الإشعاعى الكربونى (16, 21) . وبسبب عدم التناظر هذا فى النشاط الإشعاعى الكربونى لفوسفات الجلوكوز - فإن فكرة تكوين فوسفات الهكسوز عن طريق تكثيف فوسفات الترايوز (triose phosphate) رأساً لرأس تبدو متناقضة مع ملاحظة أن سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات يبدو أنه يتكون بهذه الطريقة [أى تكثيف فوسفات الترايوز رأساً لرأس] . ويُسمى توزيع

(١) يتكون السكروز كسكر ثنائى من جزىء جلوكوز وجزىء فركتوز مع فقد جزىء ماء أما النشا فيتكون من عدد غير محدود من الجلوكوز .

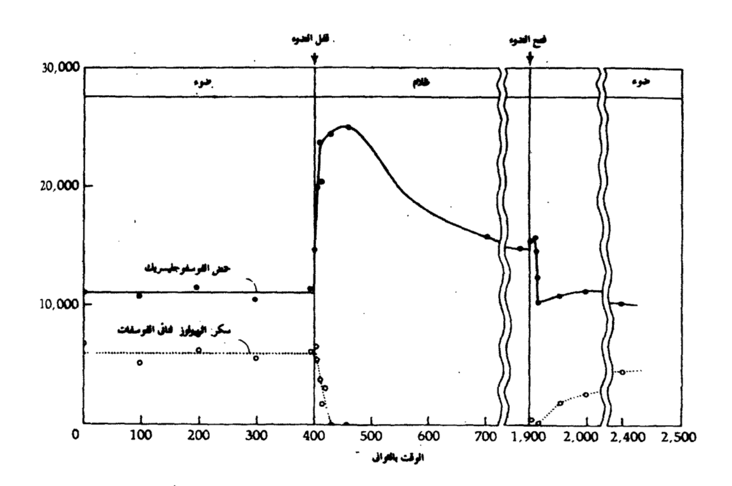
الكربون المشع الغير متناظر في جزىء سكر الجلوكوز المتكون فى التمثيل الضوئى بتأثير جبس Gibbs effect وهذا يؤدى إلى الاقتراح أن نصفى جزىء الجلوكوز يشتقان من مصدرين مختلفين من سكرات الترايوز (ثلاثية الكربون) وأن سكر الفركتوز لا يكون أصل الجلوكوز فى التمثيل الضوئى .

المستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون Initial Acceptor of Carbon Dioxide

ما هو المركب أو المركبات التى تعطى حمض ٣ - فسفوجليسريك أو ما هو المركب الذى يعمل كمستقبل أولى لجزىء ثانى أكسيد الكربون ؟ ولقد تحصل كالفن وبنسون على دلائل تشير إلى أن المستقبل الأولى لجزىء ثانى أكسيد. الكربون هو مركب خماسى الكربون وهو سكر ريبولوزز - ١ - ٥ ثنائى الفوسفات ribulose 1,5-diphosphate (Ru BP) ومن الثابت الآن علمياً أن سكر (Ru BP) أى ريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات تحدث له عملية كربكسلة Carboxylation ثم ينشق إنزيمياً ليعطى جزيئين من حمض الفسفوجليسريك (PGA) والإنزيم الذى يحفز هذا التفاعل هو إنزيم الكربوكسيليز الخاص بالسكر (RuBP) أى إنزيم (ribulose biphosphate carboxylase) وهو إنزيم واسع الانتشار فى الأنسجة النباتية التى تحدث بها عملية التمثيل الضوئى .

وجاء الدليل القوى على أن سكر (RuBP) هو المستقبل الأول لثانى أكسيد الكربون من دراسة توزيع الكربون المشع تحت ظروف الظلام والضوء . فالتغير من الضوء إلى الظلام يعطى تغيرات معنوية فى تركيز كل من حمض ٣ - فسفوجليسريك ، وتحدث زيادة واضحة فى كمية حمض ٣ - فسفوجليسريك ونقص واضح فى كمية سكر (RuBP) وشكل (١٣ - ٣) يوضح هذه العلاقة ففى ظروف الإضاءة تحدث حالة الثبات أو الاستقرار steady-state أى أن كلاً من حمض ٣ - فسفوجليسريك (3 PGA) وسكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات (RuBP) يتكونان ويتحطمان باستمرار وعند قطع الضوء يترتب على ذلك زيادة واضحة فى كمية الحمض (3PGA) ويدل ذلك على أن كربكسلة هذا الحمض لا تتطلب كلا من [NADPH, ATP] المتكونين فى التفاعلات الضوء كيمائية ، ولكن التفاعل الذى يحول حمض ٣ - فسفوجليسريك إلى ٣ - فسفوجليسرالدهيد يعتمد إعتماداً كلياً على كل من [NADPH , ATP] وحيث أن هذين المركبين يوجدان بتركيزات صغيرة جداً للغاية . فإننا نعتقد أنهما يستعملان بسرعة كبيرة عندما يطفىء النور . لذلك يستمر تكوين حمض ٣ - فسفوجليسريك حتى يُستعمل مُستقبل ثانى أكسيد الكربون [أى سكر RuBP] ، وعلى أى الحالات فإن

التفاعل الذى يستخدم حمض ٣ – فسفوجليسريك يتوقف حالاً بمجرد قطع الضوء – وبزيادة كمية حمض ٣ – فسفوجليسريك يحدث نقص سريع فى سكر (RuBP) مما يدل على أن هذا السكر هو المستقبل الأول لجزيئات غاز CO_2 .



شكل ١٤ – ٣ : تأثير وجود أو غياب الضوء على تركيز كل من حمض ٣ – فسفوجليسريك ، وسكر الريبولوز – ١ ، ٥ – ثنائى الفوسفات

From J.A. Bassham and M.Calvin, The Path of Carbon in Photosynthesis, © 1957. By permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

طريق أو مسلك كالفن وبنسون Calvin- Benson Pathway

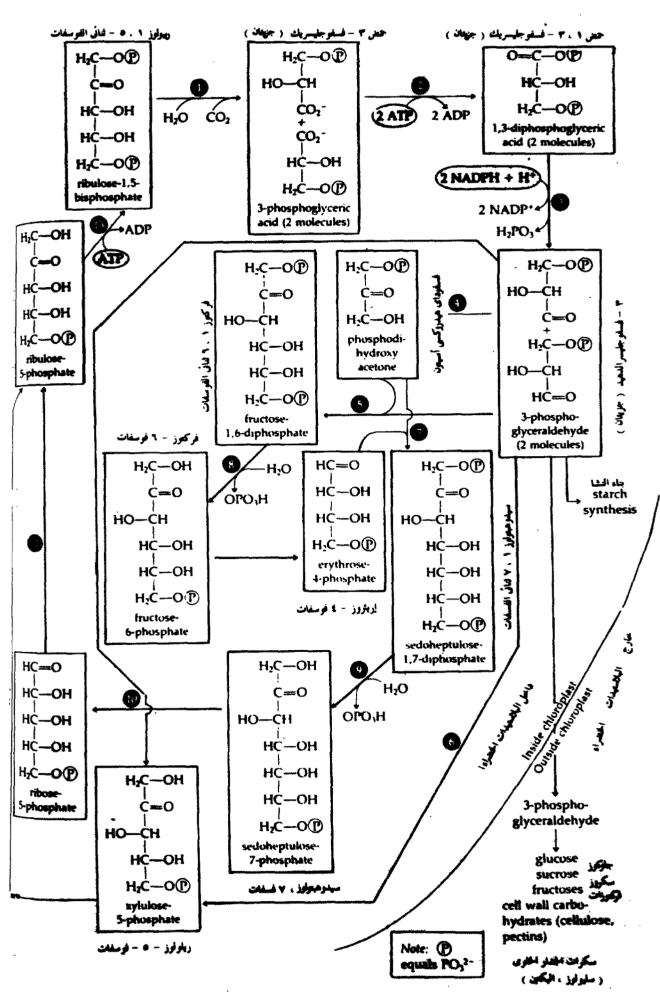
أثناء تقدير التركيزات النسبية للنشاط الإشعاعى للكربون فى الهكسوزات Hexoses –

البنتوزات Pentoses ، الهبتولوزات heptuloses والتى ينتجها الطحلب تحت الظروف المختلفة من الإضاءة استطاع كالفن ومساعدوه أن يخططوا المسلك الأيضى لتمثيل ثانى أكسيد الكربون metabolic path of carbon assimilation والذى يعرف بدوره كالفن وبنسون Calvin Benson Cycle (لاحظ شكل ١٤ - ٤) - وكما هو واضح فى شكل (١٤ - ٤) فإن كل جزيئا من سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات ribulose 1,5 diphosphate يثبت جزئيا واحدا من غاز CO_2, مع إضافة الماء وينتج عن ذلك تكوين جزيئين من حمض ٣ - فسفوجليسريك (3-PGA) - وينتج عن تحويل جزيئين من حمض (3 PGA) إلى حمض ١ ، ٣ - فسفوجليسريك (1,3 PGA) استهلاك جزيئين من (ATP) يأتيان من تفاعلات الضوء ، ويحتاج كذلك تحويل سكر الريبيولوز ٥ - فوسفات إلى ريبيولوز ١ ، ٥ - ثنائى الفوسفات إلى جزىء آخر من (ATP) يأتى من التفاعلات الضوئية أيضاً .

ويتحول جزيئى حمض ١ ، ٣ فسفوجليسريك إلى جزيئين من ٣ - فسفوجليسرالدهيد - ويحتاج هذا التفاعل إلى جزيئين من [NADPH] . تنتج من التفاعلات الكيميوضوئية ، وهكذا فإن كل جزىء من CO_2 يثبت ويختزل فى عملية التمثيل الضوئى يلزمه ثلاث جزيئات من [ATP] وجزيئين من [NADPH] يأتون من التفاعلات الكيميوضوئية .

ويحتل مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد [3 PG ald] مركزاً محورياً فى الدورة - وقد ينتقل هذا المركب خارج البلاستيدات الخضراء ويتحول إلى هكسوزات التى تتضمن وتعطى الجلوكوز ، السكروز ، الفركتوزان Fructosans وكربوهيدرات الجدار الخلوى - وربما يتحول إلى نشا داخل البلاستيدات الخضراء عن طريق فوسفات الهكسوز أو ربما يتحول (٣ - فسفوجليسرالدهيد) إلى الحوض الأيضى (التجمعات الأيضية) metabolic pool .

وحسابياً فإن كل ست جزيئات تنتج من ٣ - فسفوجليسرالدهيد تستهلك ٩ جزيئات من (ATP) و ٦ جزيئات من (NADPH) ويثبت ثلاث جزيئات من CO_2 - ويدخل جزىء واحد من ٣ - فسفوجليسرالدهيد من الستة إلى الحوض الأيضى metabolic pool كناتج صاف وكخام للنظم الأيضية المختلفة - أما الخمسة المتبقية فيحدث لها تحولات داخلية منتجة بذلك سكرات مفسفرة مختلفة تلزم لتخليق ثلاث



شكل ١٤ – ٤ : يوضح دورة كالفن – بنسون وإنزيماتها

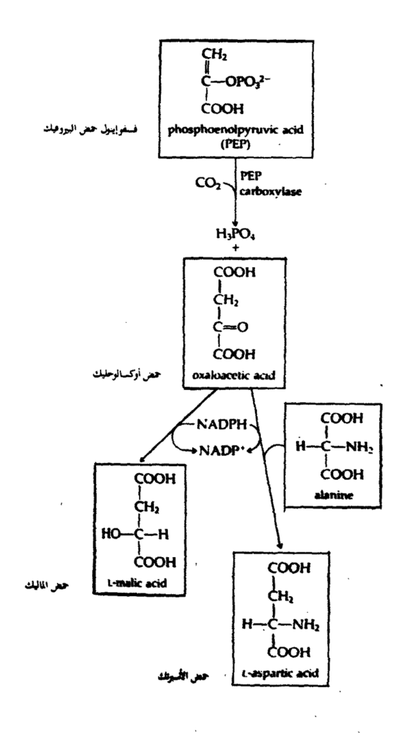
جزيئات من سكر الريبولوز – ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر الريبولوز – ٥ فوسفات وهذا السكر يتفاعل مع (ATP) ليعطى سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات وهو الذى يستقبل CO_2 لتبدأ الدورة من جديد . وظل الاعتقاد لفترة من الزمن أن دورة كالفن وبنسون هى الدورة الأساسية الوحيدة التى تُثبت بها النباتات غاز CO_2 . لذا تسمى النباتات التى تستخدم سكر (RuBP) كمستقبل أول لثانى أكسيد الكربون – وتعطى مركباً ثلاثى الكربون (حمض ٣ – فسفوجليسريك) أى (3 PGA) – بنباتات ك٣ [C_3 plants] ولكن كما سنوضح بعد ذلك ، توجد العديد من النباتات تثبت الكربون بطريقة أخرى .

نباتات ك٤ وتثبيت ثانى أكسيد الكربون (طريق ومسلك هاتش – سلاك)

C_4 Plants and Carbon Dioxide Fixation "Hatch- Slack Pathway"

فى بعض النباتات خصوصاً الاستوائية – يتركز أغلب الكربون المشع [^{14}C] ، بعد التعريض لفترة وجيزة لغاز ك $^{14}CO_2$ ، فى حمض الماليك malic acid وحمض الأسبرتيك aspartic acid (23, 18, 17) . كذلك توجد كميات صغيرة جداً من الكربون المشع فى حمض ٣ – فسفوجليسريك مما يدل على أن هذا الحمض لا يشكل المركب الأول المبدئى لتثبيت CO_2 . هذا بالإضافة إلى أن إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ثنائى الفوسفات (Ribulose Biphosphate Carboxylase) لا يكون موجوداً فى هذه النباتات وهذا الإنزيم كما هو معروف هو المسئول عن كربكسلة سكر (RuBP) ونكرر أن هذا الإنزيم لا نشاط له فى أنسجة الميزوفيل (النسيج الوسطى) لأوراق هذه النباتات لكن وجود الإنزيم الذى يحفز تكوين فسفوإينول حمض البيروفيك phospho enolpyruvic acid [PEP] من حمض البيروفيك pyruvic وجزىء (ATP) وهو إنزيم كينيز فوسفات حمض البيروفيك pyruvate phosphate kinase ولقد وجد هذا الإنزيم بكميات وافرة فى هذه النباتات (48) . وترجع أهمية هذا الإنزيم إلى أنه يسبب تراكم (PEP) فسفوإينول حمض البيروفيك والذى تحدث كربكسلته ليعطى حمض الأوكسالوخليك oxaloacatic . وأولى خطوات هذه الدورة بدأها كل من كورتشاك وهارت ، وبلر .,Kortschak, Hartt & Barr (23) ولقد أقاموا الدليل على أن نباتات قصب السكر تثبت CO_2 فى أحماض الأسبرتيك ، والماليك . ثم أكمل الأبحاث كل من هاتش وسلاك Hatch & Slack (17, 18) : – وأهم ما توصلا إليه أنهما أوضحا عدم استقرار أو ثبات حمض الأوكسالوخليك الموسوم labeled oxaloacetic acid وهو أول ناتج لعملية كربكسلة فسفوإينول حمض البيروفيك

(PEP) بعد ذلك اقترح هذان العالمان مساراً جديداً لتثبيت عن طريق كربكسلة فسفوإينول حمض البيروفيك – وبما أن المنتجات تكون مركبات رباعية الكربون وهى حمض الأوكسالوخليك ، حمض الماليك وحمض الأسبرتيك aspartic acid لذا تسمى هذه النباتات التى تحدث بها هذه الطريق من تثبيت CO_2 بنباتات C_4 [C_4 plants] لاحظ شكل (١٤ – ٥) .

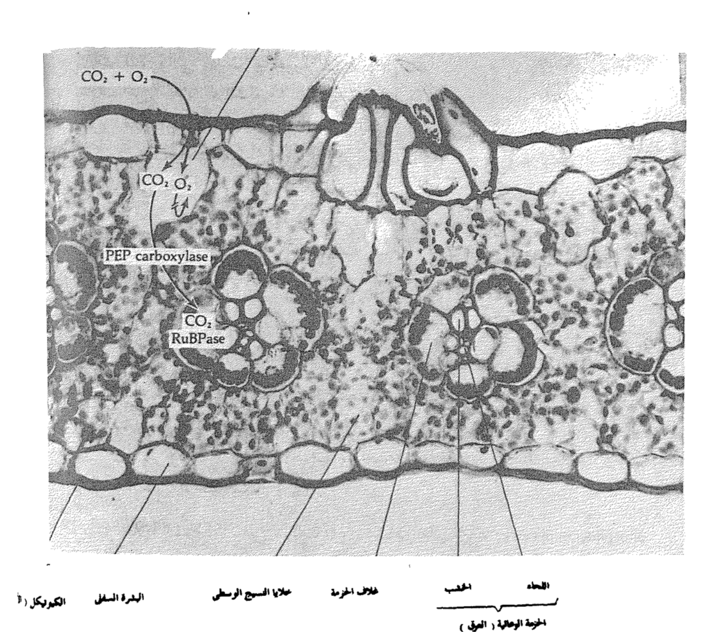


شكل ١٤ – ٥ : مسلك (طريق) هاتش – سلاك

وتشريح أوراق هذه النباتات (نباتات ك٤) تحمل ملامح تدل على أيض المركبات رباعية الكربون [C_4 metabolism] – فهذه الأوراق لا تشبه تشريحياً أوراق نباتات ك٣ [C_3 plants] والتى تثبت CO_2 عن طريق دورة كالفن وبنسون فقط ، وتتميز أوراق نباتات ك٤ والتى يحدث بها دورة Hatch & Slack بأن الحزم الوعائية الورقية تحاط بغلاف من الخلايا البرانشيمية تسمى غلاف الحزمة (bundle sheath) ويحيط بغلاف الحزم الخلايا المفككة للنسيج الأسفنجى (النسيج الوسطى) – ويسمى غلاف الحزمة المحكم الترتيب باسم الضفيرة (Kranz) [وهى كلمة ألمانية تعنى كورونة الزهور أو ضفيرة الزهور التى تقدم أمام الموتى (تعرف انجليزياً "Wreath")] – والضفائر تعتبر من الخصائص التشريحية لنباتات ك٤ مثل قصب السكر والسورجم (الذرة الرفيعة) والذرة maize – والعديد من نجيليات وعشبيات المناطق الاستوائية ، وكذلك العديد من الأنواع النباتية الأخرى [لاحظ شكل ١٤ – ٦] .

كذلك توجد فى أوراق هذه النباتات (نباتات ك٤) والتى تحدث بها دورة هاتش – سلاك – نوعين من البلاستيدات الخضراء – ففى داخل غلاف الحزمة الوعائية توجد ابلاستيدات خضراء كبيرة – وعادة ينقصها البذيرات (الحبوب) grana ، وتحتوى على العديد من حبيبات النشا . أما خلايا النسيج الوسطى فتحتوى على بلاستيدات خضراء أصغر وذات بذيرات (حبوب) واضحة محددة well-defined grana . ولكنها لا تراكم النشا . لاحظ شكل (١٤ – ٧)

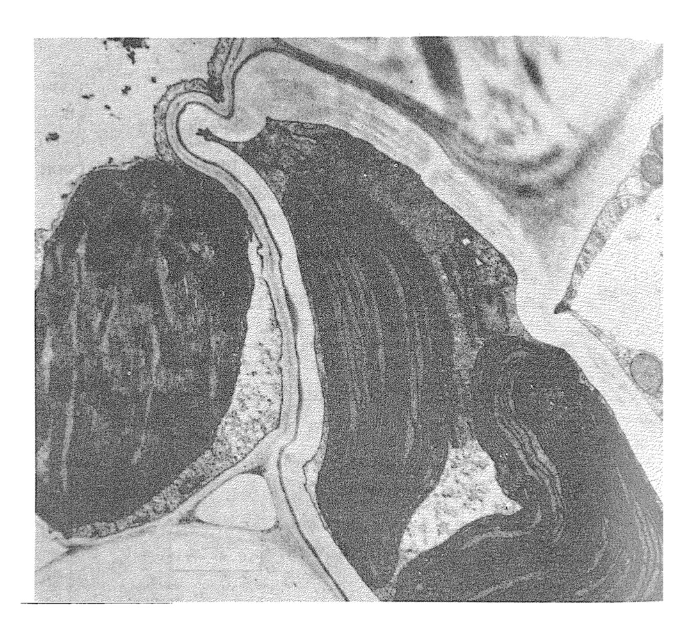
وتتميز خلايا النسيج الوسطى لنباتات ك٤ بالنشاط العالى لإنزيم phosphoenol pyruvate Carboxylase – وهذا الإنزيم يحفز تثبيت CO_2 مع الفسفوإينول حمض البيروفيك [PEP] ليعطى حمض الأوكسالوخليك oxaloacetic acid . وعلى النقيض من ذلك فإن خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) تتميز بالنشاط العالى لإنزيم (RuBP carboxylase) كربوكسيليز سكر الريبيولوز ثنائى الفوسفات والإنزيمات الأخرى الخاصة بدورة كالفن وبنسون . وتتوفر أدلة الآن تدل على أن أوراق نباتات C_4 مقسمة إلى أقسام أو أجنحة وكل قسم له عمل خاص بتثبيت CO_2 – فمثلاً البلاستيدات الخضراء للنسيج الوسطى التى تقوم بتثبيت CO_2 عن طريق أو من خلال دورة هاتش – سلاك . أى الأحماض رباعية الكربون [C_4 acids] . بينما تقوم البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزم بتكوين السكرات المفسفرة والنشا ، ويوضح شكل (١٤ – ٨) العلاقات التشريحية وتسلسل التفاعلات فى نباتات C_4 – ويلاحظ فى هذا الشكل مسارات التخليق ونزع مجموعة



شكل ١٤ – ٦ : قطاع عرضى فى ورقة الذرة توضح تشريح العضيرة (Kranz) الأمثل أو النموذجى – وتسمى غلاف الحزمة وهو يتكون من خلايا برانشيمية محكمة الترتيب تحيط بكل حزمة وعائية – وغلاف الحزمة لا يتعرض للجو – وتقع الثغور بين العروق وبذلك تساهم فى تخفيض التنفس الضوئى .

Courtesy of C.J. Hillson, The Pennsylvania state University.

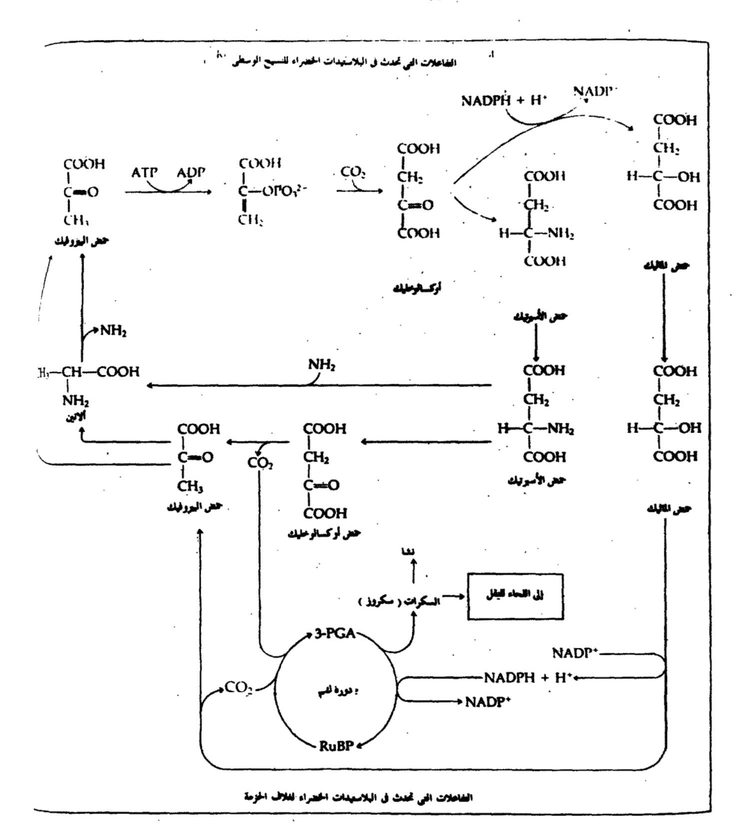
الكربوكسيل decarboxylation لنواتج عملية تثبيت CO_2، [أى حمض الماليك ، الأسبرتيك] . ومن المعروف أن النباتات تنتج إحدى هذين الحمضين كمنتج أساسى



شكل ١٤ – ٧ : قطاع فى ورقة قصب السكر – يوضح بلاستيدة خضراء لغلاف الحزمة (الضفيرة) فى الجهة اليمنى – كذلك بلاستيدة خضراء للنسيج الوسطى – فى الجهة اليسرى – لاحظ وفرة البذيرات (grana) فى البلاستيدة الخضراء للنسيج – قوة التكبير× ٢٤٥٠٠ مرة .

Photo courtesy of W.M. Laetsch, University of California, Berkeley.

لمسار هاتش سلاك. وينتقل أحد هذين الحمضين من خلايا النسيج الوسطى إلى البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزمة حيث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل ، ويتحرر CO_2 فى هذا التفاعل ، ويدخل دورة كالفن – بنسون – ويكون نتيجة ذلك هو إنتاج لسكرات المفسفرة ، السكروز ، النشا ، والظاهرة الغريبة أن النباتات تكون ذات



شكل ١٤ – ٨ : مسارين لدورة C_4 للتمثيل الضوئي يعتمد على إنتاج حمض الماليك أو إنتاج حمض الأسبارتيك .

نشاط تمثيلي ضوئي عالى (أى إنتاج السكريات المفسفرة) ، وذلك لأن إنزيم كربوكسيليز – سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات (RuBP carboxylase) ذو ميل ضعيف للارتباط

بمادة تفاعله وهى سكر (RuBP) – ولكن بزيادة تركيز CO_2 نتيجة لنشاط إنزيم كربوكسيليز فسفوإينول حمض البيروفيك PEP carboxylase يعوض الميل الضعيف لارتباط إنزيم RuBP carboxylase لسكر (RuBP) – زد على ذلك فإن مكان إنزيمات دورة كالفن – بنسون تكون موجودة فى خلايا غلاف الحزمة (الضفيرة) وبذلك يتكون النشا فى غلاف الحزمة ، ومثل هذا النوع من التقسيم فى العمل يولد حالة مواتية وفعالة لتحولات المواد الكربوهيدراتية ، ويمثل وكأنه ميناءاً لتحميل وتصدير السكروز إلى اللحاء .

الأيض الحمضى للنباتات العصارية المتشحمة (الأيض الحمضى التشحمى)

Crassulacean Acid Metabolism

بعض النباتات مثل الودنة Kalanchoë والصبار (الأجاف Agave) والحى علم (السادوم) Sadum والتى تنمو فى البيئة الحمضية ستكون سيقانها لحمية ويكون معدل النتح من الأوراق منخفضاً . لذا تسمى بالنباتات العصارية Succulents ، وكثير من هذه النباتات العصارية تكون نباتات ك٤ والتى تثبت CO_2 فى حمض الماليك ، ولكن هذه النباتات ليس لها التركيب التشريحى الخاص بنباتات C_4 أى غلاف الحزمة أو الضفيرة kranz anatomy .

ومن الجدير بالذكر أن العلماء عرفوا قبل اكتشاف أيض C_4 فى نباتات قصب السكر . إن النباتات العصارية من عائلة (rassulaceae) أثناء تثبيتها لغاز CO_2، تتكون حموضة أو بعبارة أخرى يرافق التمثيل الضوئى تكوين حموضة (أى تكوين أحماض رباعية الكربون) C_4 acid formation ومن ثم سميت العملية « الأيض الحمضى للنباتات العصارية المتشحمة « Crassulacean acid metabolism وبخلاف نباتات C_4 الأخرى . فإن النباتات العصارية المتشحمة تثبت CO_2 أثناء الليل . لأن ثغور هذه النباتات تكون مغلقة بالنهار ومفتوحة بالليل ، وبسبب هذا العامل وظروف الليل البيئية وما تسببه من إنخفاض فى معدل النتح . فإن هذه النباتات [CAM plants] لها المقدرة على العيش فى الصحراء والمناطق القاحلة .

ولقد أوضح ليتش Leatsch (26) أن نسبة المساحة السطحية إلى الحجم تكون منخفضة فى هذه النباتات ، وتعتبر هذه صفة تركيبية مهمة للاحتفاظ بالماء ولكنها ليست ضرورية للتبادل الغازى الفعال ، وتوجد هذه النباتات فى مناطق تتبادل فيها فترات الجفاف

والمطر . ويجب أن نتذكر مرة ثانية أن تثبيت غاز CO_2 يحدث فى الظلام وتتكون الحموضة (acidification) ، ويحدث تكوين المواد الكربوهيدراتية أثناء النهار (التخلص من الحموضة) deacidification على الأرجح فى داخل خلايا النسيج الوسطى mesophyll cells ، أو بعبارة أخرى أن هذه النباتات لا يحدث بها تقسيم العمل بين الأنسجة [أى دورة ك٣ لاتحدث فى خلايا غير التى تحدث فيها ك٤] ، كما يحدث عادة فى نباتات ك٤ السابق الإشارة إليها . وربما يرجع تقسيم العمل بين الخلايا والأنسجة النباتية فى نباتات ك٤ إلى الارتباط بمعدل النمو السريع فى هذه النباتات والذى يكون أساسياً للتنافس بين هذه النباتات ونباتات البيئة المتوسطة mesophytes خصوصاً فى مواسم توفر الماء - زد على ذلك أن المقارنة بين نباتات التمثيل الحامضى (C_3, C_4, CAM) تظهر تشابهاً وفروقاً أخّاذة بين هذه الطرز المختلفة (لاحظ جدول ١٤ - ١)

جدول ١٤ - ١ خصائص وملامح التمثيل الضوئى لنباتات C_3 و C_4 والتمثيل الحمضى (CAM)

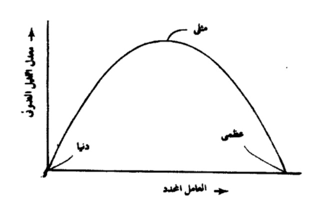
res	C_3	C_4	CAM
z anatomy	No	Yes	No
acceptor	RuBP	PEP	PEP
fixation product	3-PGA	Oxaloacetic acid C_4 acids	Oxaloacetic acid and other C_4 acids
boxylase	RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase	PEP carboxylase; RuBP carboxylase
fixation*	Light*	Light*	Darkness: C_4 cycle; light: C_3 cycle
nhibition of tosynthesis	Yes	No	Yes
oroplasts	One structure	Two structures	?
torespiration	High	Low (bundle sheath cells only)	Very low
nspiration	High	Low	Very low
luctivity	Low to high	High	Low to high
compensation point	High (25–100 ppm)	Low (0–10 ppm)	Low (0–5 ppm)
perature (30–40°C) ct on CO_2 uptake	Inhibits	Promotes	Promotes

* على الرغم من أن تثبيت CO_2 قد يحدث فى الظلام إلا أن الكمية المثبتة من الغاز فى الضوء تكون كبيرة بسبب وفرة وجود الـ NADPH, ATP الناتجان من تفاعلات الضوء - كذلك انفتاح الثغور فى الضوء مما يسهل التبادل الغازى .

العوامل المؤثرة على عملية التمثيل الضوئى

Factors Affecting Photosynthesis

تشبه عملية التمثيل الضوئى العمليات الكيميوفسيولوجية الأخرى حيث تتأثر بالعوامل البيئية المحيطة بها . وتبعا لنظرية الثلاث نقط أو الثلاث قيم الاساسية three cardinal points التى اقترحها ساكس فى عام ١٨٨٠ م – توجد قيمة صغرى minimum ومثلى optimum وعليا maximum لكل عامل يؤثر على عملية التمثيل الضوئى . فمثلاً لكل نوع نباتى درجة حرارة صغرى أو دنيا تحتها لا تحدث عملية التمثيل الضوئى ، ودرجة حرارة مثلى عليها يحدث أقصى معدل للتمثيل الضوئى ، ودرجة حرارة قصوى أو عظمى فوقها لا تحدث عملية التمثيل الضوئى . يوضح شكل (١٤ – ٩) هذه العلاقة بيانياً – وعندما طبق العلماء هذه النظرية على التمثيل الضوئى ، وجدوا تذبذباً (تقلباً) فى القيم أو النقط المثلى optimums – فقد وجد العلماء اختلاف التركيز الأمثل من CO_2 من تجربة إلى أخرى دون ملاحظة تغير الظروف الخاصة بالضوء والحرارة فى هذه التجارب



شكل ١٤ – ٩ : نظرية النقط أو القيم الثلاثة الأساسية .

وبالطبع لا يمكن أن يتعامل الباحثون مع العوامل الخارجية التى تؤثر على التمثيل الضوئى بمفردها أى كل عامل بمفرده ولكن لا بد أن يؤخذ فى الاعتبار علاقة العوامل بعضها مع بعض .

وظلت المشكلة حتى أوائل القرن العشرين حين اقترح بلاكمان Blackman نظرية العوامل المحددة principle (theory) of limiting factors وهى محورة من قانون الغلة

المتناقصة لليبج liebig's law of the minimum وتقول نظرية العوامل المحددة يتحدد معدل العملية التى يتحكم فيها أكثر من عامل بأقل هذه العوامل أو بمعنى آخر عندما تتوقف سرعة عملية ما على عدد من العوامل فإن سرعة هذه العملية تتحدد بأبطأ هذه العوامل سرعة .

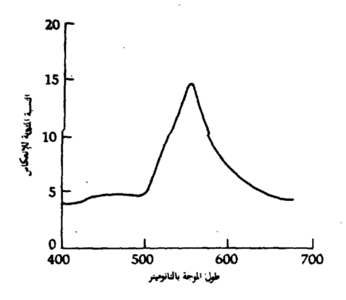
ففى حالة التركيزات المنخفضة من العامل المحدد ، توجد علاقة تناسب طردية بين معدل العملية وكمية العامل المحدد ، ولكن فى حالة التركيزات العالية من هذا العامل – لا توجد مثل هذه العلاقة . وترجع أهمية مساهمة بلاكمان العلمية فى أنه اكتشف أن تأثير العوامل الخارجية التى تؤثر على معدل عملية التمثيل الضوئى يمكن قياسها كل عامل على حدة (فردياً) وذلك فى مجال حدود معينة أى يكون تأثير هذه العوامل تقريبياً .

وأهم العوامل التى تؤثر على معدل التمثيل الضوئى هى الضوء ؟ درجة الحرارة ؟ والماء والعناصر الغذائية .

الضوء Light

يستطيع النبات أن يمتص ويستخدم جزءاً بسيطاً من الإشعاع الكهرومغناطيسى الساقط على الورقة وكما هو معروف أن لكل صبغة طيف امتصاص خاص ، وإذا فحصنا أطياف الامتصاص للصبغات الكبرى فى الورقة [كلوروفيل أ ، ب ، بيتا – كاروتين] – نستطيع أن نفهم بسهولة لماذا يكون لون الأوراق أخضر – وحيث أن الكلوروفيل له ذروات امتصاص فى مناطق الضوء الأحمر والأزرق من الطيف المنظور أو المرئى . كذلك البيتا – كاروتين له ذروة امتصاص فى المنطقة الزرقاء . لذلك يكون معظم الضوء المنعكس يكون فى المنطقة الخضراء ، معطياً بذلك الأوراق لوناً أخضراً . وأظهرت أبحاث بلنجس وموريس Billings & Morris (5) على وجود ذروة انعكاس (reflectance peak) على موجة طولها ٥٥٠ نانوميتر – وعلى هذه الموجة ينعكس حوالى ١٥٪ من الضوء الساقط على الأوراق (لاحظ شكل ١٤ – ١٠)

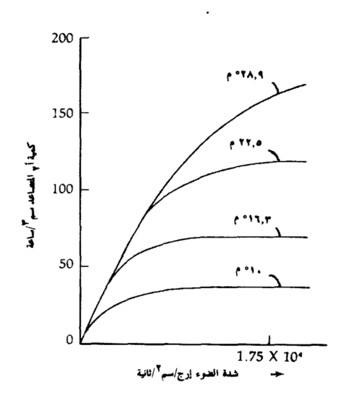
ويحدث ارتفاع حاد فى نسبة الانعكاس يبدأ على موجة طولها ٦٧٥ نانوميتر ويصل إلى مسطح plateau على موجة طولها ٧٢٥ نانوميتر ، وعلى هذا المسطح plateau ينعكس حوالى ٥٠٪ من الضوء الساقط ، وبصفة عامة فإن خواص الانعكاس العامة تكون واحدة تقريباً لجميع الأوراق الخضراء ، وعلى أى الحالات فالبيئة المحيطة بالورقة وخواص سطحها تؤثر على كمية الضوء المنعكسة – فمثلاً نجد زيادة النسبة المئوية للانعكاس إلى



شكل ١٤ – ١٠ : النسبة المئوية للانعكاس لأوراق الليلج lilac (Syringa vulgaris

From W. Billings and R. Morris. 1951. Am. J. Bot. 38: 327.

٢٦,٦٪ على الموجة ٥٥٠ نانوميتر فى البيئة التى تسمح بالتعرض للضوء بدرجة كبيرة مثل الصحراء . كذلك نجد نسبة امتصاص أكبر فى الأوراق السميكة ، ونسبة أقل من الضوء النافذ transmitted light [وهو الضوء الذى يمر بالكامل خلال الأوراق] – وذلك بالمقارنة بالأوراق الرقيقة – ويبلغ متوسط الضوء النافذ أو المار خلال الأوراق الخضراء حوالى ١٠٪ من الضوء الأبيض الساقط والخالى من الأشعة تحت الحمراء (38, 47) والأوراق بصفة عامة تكون منفذة للأشعة تحت الحمراء والأشعة الحمراء البعيدة Far-red light (40) . وعلى ذلك فقد وجد الباحثون أن متوسط إنفاذ الأوراق يكون فى حدود ٢٥ – ٣٥٪ من ضوء الشمس الساقط بما فى ذلك الأشعة تحت الحمراء infrared وتوجد علاقة مباشرة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الإضاءة بشرط عدم وجود عامل آخر محدد للعملية . فإذا رسمنا رسماً تخطيطياً يوضح العلاقة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الضوء ، فإننا نجد علاقة مباشرة طردية على درجات شدة الإضاءة المنخفضة ، فإذا زيدت شدة الإضاءة ، فإن معدل العملية يقل بسبب وجود بعض العوامل المحددة الأخرى ، أو بسبب التأثيرات الضارة لشدة الإضاءة العالية . كذلك بسبب الوصول إلى نقطة التشبع point of saturation والتى عليها يظل معدل التمثيل الضوئى ثابتاً ويوضح شكل (١٤ – ١١) العلاقة بين معدل التمثيل الضوئى وشدة الضوء على مستويات مختلفة من درجات الحرارة .

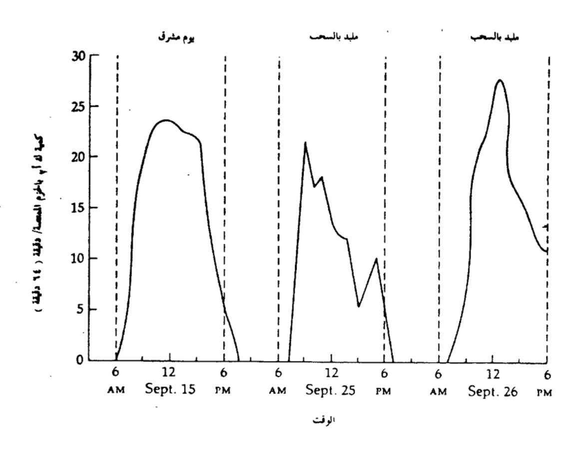


شكل ١٤ - ١١ : تأثير زيادة شدة الإضاء على معدل التمثيل الضوئى لطحلب الكلوريللا - عند درجات حرارة مختلفة .

From E. Wassink et al. 1937. Enzymologia 5: 100.

ومن الجدير بالذكر أن معظم القياسات التى أجريت عن معدل التمثيل الضوئى على شدة الإضاءة المختلفة قد تمت، تحت الظروف المعملية . ولكن عند إجراء هذه الدراسة تحت الظروف الحقلية الطبيعية فلا بد من الأخذ فى الاعتبار بعض المتغيرات فمثلاً فى ظروف اليوم المشرق المشمس ، فإن تركيز CO_2 فى الجو يكون هو العامل المحدد للعملية وليست شدة الإضاءة ، ولكن فى الأيام ذات السحب المعتمة فإن الضوء ربما يكون هو العامل المحدد (شكل ١٤ - ٢) .

ويجب أن يؤخذ فى الاعتبار متغيراً آخر وهو تظليل النباتات لبعضها أو حتى تظليل الأوراق الخارجية للداخلية للشجرة الواحدة . وكما سبق أن ذكرنا فإن الأوراق تنفذ الأشعة دون الحمراء ، لذا فإن النباتات التى تنمو فى أرضية الغابة يصلها ضوءاً غنياً بالأشعة الطويلة وذا شدة ضعيفة مما يجعل الضوء هو العامل المحدد تحت هذه الظروف .



شكل ١٤ - ١٢ : التمثيل اليومى لغاز CO_2 فى ثلاثة أيام للبرسيم الحجازى alfalfa - يوم ١٥ سبتمبر كان مشرقاً - يوم ٢٥ سبتمبر ، يوم ٢٦ سبتمبر كان ملبداً السُحب - AM = قبل الظهر ، PM = بعد الظهر .

Reprinted by permission from M.D. Thomas and G.R. Hill. 1949. In J. Franck and W.E Loomis, eds., Photosynthesis in Plants. Ames: Iowa State University press.

ولقد درس هينيك وشيلدرز Heinicke & Childers (19) معدل التمثيل الضوئى لشجرة تفاح تحت الظروف الطبيعية ، ووجدا أن معدل التمثيل الضوئى يزداد بصفة ثابتة وذلك بزيادة شدة الإضاءة حتى تصل إلى شدة ضوء الشمس الكامل . كذلك وُجد أن شدة الإضاءة المساوية لربع شدة إضاءة الشمس الكاملة فى موسم الصيف (٢,٥٠٠ - ٣,٠٠٠ شمعة/قدم) تكفى للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئى لورقة واحدة من نبات الذرة (54) . وبدون شك فإن الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى من ذلك ، للحصول على أقصى معدل للتمثيل الضوئى للشجرة الكاملة أو النبات الكامل يرجع إلى عدم حصول الأوراق الداخلية على الإضاءة الكاملة . ومن الجدير بالذكر أن الأوراق تفقد من ٩٠ - ٩٥٪ من الضوء الممتص على هيئة حرارة ، والجزء المتبقى هو الذى يستغل فى التفاعلات الكيميوضوئية .

وتختلف النباتات فيما بينها فى كمية الطاقة الإشعاعية اللازمة لتوازن التمثيل الضوئى مع التنفس ، وكثافة الضوء التى يتساوى فيها استغلال كمية CO_2 المنطلقة من التنفس

مع كميته المستعملة فى التمثيل الضوئى تُسمى بنقطة التعويض الضوئى Light Compensation point ونقطة التعويض الضوئى تختلف من نوع إلى آخر ، ويجب أن يتجاوز النبات هذه النقطة لكى يعيش وينمو ويتطور .

وتختلف شدة الضوء المثلى اختلافاً كبيراً تبعاً للأنواع النباتية . فمثلاً تنمو نباتات الظل shade plants فى الأماكن المظللة بينما بعض النباتات الأخرى تحتاج إلى التعرض لضوء الشمس الكامل (النباتات المشمسة sun plants) وعلى النقيض من نباتات الشمس (تشمل العديد من نباتات المحاصيل) فإن نباتات الظل ذات نقطة تعويض منخفضة جداً ، وتقوم بعملية التمثيل الضوئى بمعدل تحت على شدة الإضاءة المنخفضة - وهذا يدل على تشبع النظم الضوئية photosystems تحت شدة إضاءة منخفضة بالمقارنة بنباتات الشمس .

وبعض النباتات تتكيف للمعيشة فى الظل مثل صنوبر تدا Pinus taeda (6) ، فبادرات هذا النوع تتكيف للظل عندما تنمو تحت مظلة الأشجار الكبيرة فى حين أن البادرات الكبيرة والأشجار الصغيرة لا تملك المقدرة على أن تعيش تحت نفس الظروف .

وتتميز أوراق نباتات الظل بخصائص موروفولوجية وتشريحية عن نباتات الشمس ، وكما هو متوقع فإن النباتات التى تنمو تحت مظلة الغابة forest canopy تكون أوراقها رقيقة وذات مساحة سطحية كبيرة وتحتوى على كلوروفيل أكثر بالمقارنة بأوراق نباتات الشمس ، وتتميز نباتات الظل كذلك بسيقانها الطويلة ونموها الموجه للضوء .

ومن المهم أن نلاحظ أن نباتات ك٤ والتى يكون أغلبها نباتات شمس sun plants أى لها نقطة تعويض عالية . هذه النباتات تظهر معدلاً عالياً من التمثيل الضوئى تحت ظروف الإضاءة الملائمة ، وعلى النقيض من ذلك فإن نباتات ك٣ تكون نقطة تشبعها على شدة إضاءة تساوى نصف شدة إضاءة ضوء الشمس الكامل ، وعلى الرغم من أننا لا نعرف السبب فى هذا الاختلاف ولكن ممكن فهمه على أسس فهمنا لفسيولوجيا نباتات C_4 ، C_3 .

ويرجع الاختلاف كما نتوقع إلى كفاءة التمثيل الضوئى photosynthetic efficiency التى تتميز بها نباتات C_4 - والتى تتعلق بدرجة التشبع العالية لنظم جمع الطاقة الضوئية وكذلك إلى العلاقة الحجمية لمراكز التفاعل بالنسبة لحجم الوحدة التمثيلية photosynthetic unit size (PSU) وحجم الوحدة الضوء تمثيلية يكون صغيراً فى نباتات

ك٤ ونباتات الشمس ولكنه أكبر فى نباتات ك٣ ونباتات الظل .

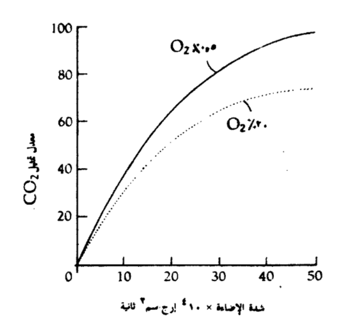
وكما هو معروف إذا زادت شدة الضوء الساقط على الأوراق عن حد معين فإن الكلوروفيل يتأكسد ضوئياً (photo oxidation) وتعرف هذه الظاهرة كذلك باسم التشميس solarization وتعتمد ظاهرة التشميس (الأكسدة الضوئية) على وجود O_2 – وتظهر بوضوح عند نقل نباتات الظل إلى ضوء الشمس الكامل فتصبح الأوراق مصفرة ثم تموت . والتفسير الوحيد لهذه الظاهرة هو أن جزيئات كثيرة جداً أكثر من اللازم من الكلوروفيل تثار بالطاقة الضوئية وفى وجود O_2 فإنها تصبح قابلة للأكسدة (22, 49, 58) ومن المعروف أن وجود الكاروتنويدات و CO_2 يؤثران على درجة الأكسدة الضوئية فغاز CO_2 يثبط الأكسدة الضوئية ، ولقد وجد أن زيادة تركيزه تؤدى إلى رفع شدة الإضاءة التى تحدث عليها الأكسدة الضوئية (20) . كذلك تلعب الكاروتنويدات دوراً واقياً واقترح بعض الباحثين (15) أن الكاروتنويدات تعمل كمواد مضادة للأكسدة antioxidants أى لها أفضلية التفاعل مع O_2 النشط – كذلك قد تمتص الكاروتنويدات الطاقة الضوئية وتصرفها (تحولها) عن الكلوروفيل عن طريق تشتيتها كحرارة . لذا فإن الكاروتنويدات تعمل كقناة Channel لتصريف الطاقة الزائدة التى امتصت بجزيئات الكلوروفيل .

وعلى الرغم من أن الكاروتنويدات تلعب دوراً مهماً فى وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية إلا أن العديد من نباتات الظل ما زالت لا تقى نفسها من ضوء الشمس الكامل .

الأوكسيجين وتثبيط التمثيل الضوئى والتنفس الضوئى

Oxygen and Inhibition of Photosynthesis and Photorespiration

فى عام ١٩٢٠ م نشر العالم الألمانى الشهير فاربرج Warburg تقريراً يعتبر أن O_2 يثبط عملية التمثيل الضوئى ، وعلى الرغم من أن العملية اكتشفت فى الطحالب أولاً – إلا أن هذه الظاهرة منتشرة فى النباتات الأرضية – وفى الواقع فإن تركيز O_2 الجوى يكون مثبطاً للتمثيل الضوئى . وأظهرت أبحاث ملك إليستر ومايرز McAlister & Mayers (28) تأثير التركيز المنخفض والمرتفع للأوكسيجين على عملية التمثيل الضوئى (شكل ١٤ – ١٣)



شكل ١٤ - ١٣ : تأثير تركيز O_2 على معدل عملية التمثيل الضوئى لنباتات القمح على درجات مختلفة من شدة الإضاء .

From E.McAlister and J. Myers. 1940. Smithsonian Miscellaneous Collections 99, no. 6.

ولم يفهم تأثير فاربورج Warburg effect أو تثبيط التمثيل الضوئى بالتركيزات العالية من O_2 حتى عام ١٩٦٠ م . على الرغم من أن الباحثين قد تقدموا بالعديد من الاقتراحات لتفسير هذه الظاهرة . وأحد هذه الاقتراحات أن O_2 يشجع التنفس ، وبذلك يتنافس كف من التنفس والتمثيل الضوئى على المركبات الوسطية اللازمة لكلتا العمليتين . أما الاقتراح الثانى فيقول أن كلاً من O_2 ، CO_2 يتنافسان على الهيدروجين وبذلك يختزل الأوكسيجين بدلاً من CO_2 (15) .

وأظهرت الأبحاث التى أجريت من عام ١٩٦٠ م - ١٩٧٠ م ، أن معدل التنفس إذا قيس باستهلاك O_2 أو خروج CO_2 - لنباتات ك٣ فى الضوء كان ضعف معدل تنفسها فى الظلام . كذلك فقد لاحظ الباحثون أن هذا [التنفس الضوئى light respirstion] كان مشابهاً للتنفس الهوائى والذى يحدث فى العديد من النباتات والحيوانات والذى يتميز باستهلاك CO_2 وخروج CO_2 ، ولكن فى حالة التنفس الضوئى لا يحدث تحرر للطاقة (**لا يحدث تكوين جزىء ATP من عملية الفسفرة**) .

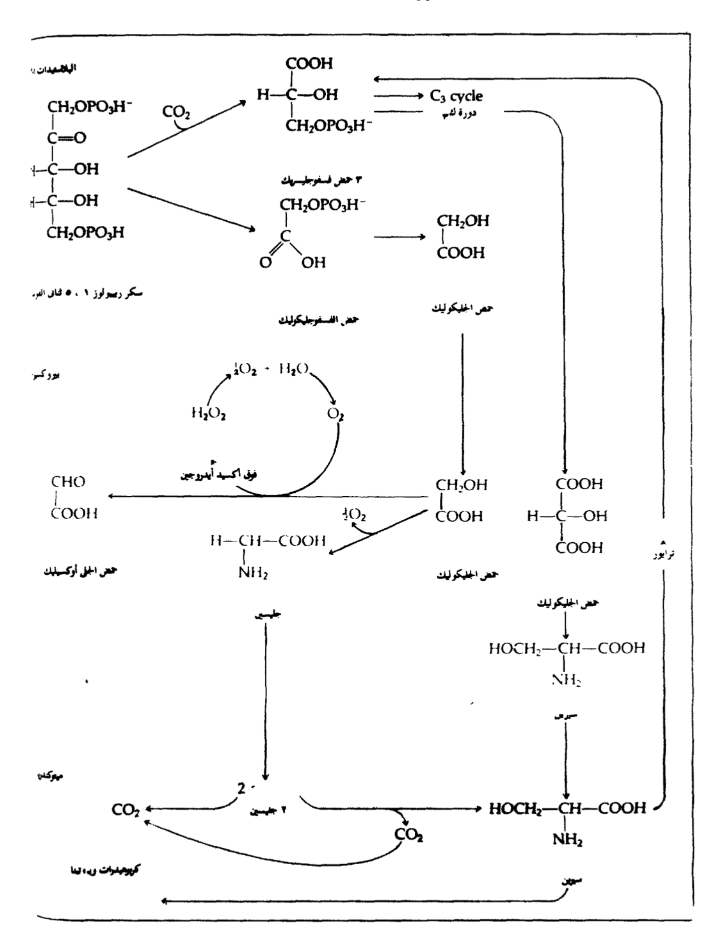
وسمى هذا النوع من التنفس بالتنفس الضوئى photorespiration ، نظراً لمشابهته للتنفس الحقيقى من وجهة التبادل الغازى (استهلاك O_2 وخروج CO_2) .

وخلايا النسيج المتوسط لأوراق نباتات ك٣ تبدى معدلاً عالياً من التنفس الضوئى .

تحت ظروف شدة الإضاءة العالية وتركيز CO_2 المرتفع ودرجة الحرارة العالية أما نباتات ك٤ فلها مقدرة منخفضة من التنفس الضوئى .

وفى عام ١٩٧١ م أوضح كل من أورجن وباوز Orgen & Bowes (35) تأثير فاربورج حيث بينا أن O_2 يؤثر على إنزيم كربوكسيليز سكر الريبولوز ثنائى الفوسفات RuBP carboxylase ومادة تفاعله سكر الريبولوز ثنائى الفوسفات (RuBP) . ففى وجود O_2 يقوم الإنزيم بأكسدة الريبولوز ثنائى الفوسفات إلى حمض الفسفوجليكوليك [شكل ١٤ – ١٤] . لذا يتنافس كل من O_2 ، CO_2 على سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات وبذلك يقل معدل تثبيت CO_2 ويقل معدل تخليق السكرات المفسفرة ، وتحدث العملية بالكامل (الفسفرة الضوئية) فى ثلاث عضيات هى البلاستيدات الخضراء والبيروأكسيزومات peroxisomes والميتوكوندريا . ففى البلاستيدات الخضراء حيث تعمل دورة كالفن – بنسون – يثبت CO_2. باتحاده مع سكر الريبولوز ثنائى الفوسفات (RuBP) ليعطى جزيئين من حمض ٣ – فسفو جليسريك (3 PGA) – وبزيادة درجة الحرارة وشدة الضوء يزداد معدل تثبيت CO_2 زيادة طردية . وإذا كان تركيز CO_2 عالياً يصبح الاحتياج إلى شدة إضاءة أعلى قبل الوصول إلى نقطة التشبع . فإذا كانت شدة الإضاءة كافية يؤكسد جزىء سكر الريبولوز ١ ، ٥ ثنائى الفوسفات إلى جزىء من حمض ٣ – فسفوجليسريك (3 PGA) وجزىء من حمض فسفوجليكوليك phosphoglycolic acid . وهذا التفاعل يحفزه إنزيم ريبولوز ثنائى الفسفات كربوكسيليز RuBP Carboxylase ويكون نتيجته تكوين جزىء واحد فقط من حمض فسفوجلسريك (3 PGA) لكل جزىء من O_2 مثبت وذلك بالمقارنة بجزيئين من حمض ٣ فسفوجلسريك (3 PGA) فى حالة تثبيت جزىء واحد من CO_2 .

بعد ذلك يتحول حمض الفسفوجليكوليك إلى حمض الجليكوليك glycolic acid عن طريق تفاعل إنزيم الفوسفاتيز phosphatase ، وينتقل حمض الجليكوليك إلى البيروأوكسيزومات وفيها يؤكسد إلى حمض الجلى أوكسيليك glyoxylic acid عن طريق إنزيم أوكسيديز حمض الجليكوليك glycolic acid oxidase وينتج عن هذا التفاعل فوق أكسيد الهيدروجين . ويختزل حمض الجلى أوكسيليك glyoxylic acid إلى الحمض الأمينى الجليسين glycine ويتحرر O_2 فى هذا التفاعل . ويتفاعل جزيئان من الجليسين لينتج الحمض الأمينى السيرين ويتحرر CO_2 . وفى داخل الميتوكوندريا يتم أيض السيرين وتحوله إلى كربوهيدرات أو يدخل فى تركيب البروتين . كذلك من الممكن أن يعاد السيرين إلى البلاستيدات الخضراء ليستغل كمركب ثلاثى الكربون يدخل فى كربون حمض الفسفو جليكوليك phosphoglycolic acid .



شكل ١٤ - ١٤ : مخطط يوضح التنفس الضوئي في البلاستيدات الخضراء والبيروكسيزومات والميتوكوندريا

ومن المناقشات السابقة عن التنفس الضوئى ، نستطيع أن نفهم الآن لماذا يكون التنافس بين O_2 ، CO_2 سبباً فى تثبيط التمثيل الضوئى فى نباتات C_3 .

ومن الجدير بالذكر أنه فى نباتات C_4 على الرغم من أن البلاستيدات الخضراء الضفيرية (غلافات الحزمة) تكون حساسة لتثبيط O_2 لكن حوض الأحماض رباعية الكربون C_4 acid pool وهى أحماض الماليك والأسبرتيك – يمد البلاستيدات الخضراء بكمية كافية من CO_2 لتقلل تنافس O_2 وآثره المثبط ، وبذلك يقل التنفس الضوئى فى خلايا غلاف الحزمة .

والتنفس الضوئى عملية فقد وخسارة لأن الكربون فى التنفس الضوئى يستخدم لتجديد سكر ريبولوز ثنائى الفسفات (RuBP) بدون الحصول على مكسب فى تخليق المادة الكربوهيدراتية سواء للتخزين أو لاستخدامها فى التنفس لتحرير الطاقة .

وعلى شدة الإضاءة العالية نسبياً فإن نباتات C_3 يقال أنها تشبعت saturated . وذلك لأن معدل التنفس الضوئى يتساوى مع معدل التمثيل الضوئى وعلى شدة الإضاءة العالية يسود التنفس الضوئى مع قلة تثبيت CO_2 (يقل التمثيل الضوئى) . ومن الجدير بالذكر أن كمية CO_2 المتحررة من التنفس الضوئى تكون مساوية لكمية CO_2 التى لم تمثل ضوئياً بسبب تثبيت O_2 – وكمية CO_2 المنتجة فعلاً فى التنفس الضوئى تكون هى المتحررة من تكوين حمض السيرين من جزيئين من حمض الجليسين .

وعلى النقيض – فإن شدة الإضاءة العالية تكون فعالة فى تخليق [NADPH, ATP] عن طريق الفسفرة الضوئية ، ويستخدم كلاً المركبين لإعادة بناء سكر الريبولوز ثنائى الفسفات [RuBP] لاستخدامه فى التنفس الضوئى وتثبيت CO_2 فى التمثيل الضوئى .

أما حمض السيرين فإنه قد يدخل فى تكوين البروتين أو قد يتحول إلى مادة كربوهيدراتية وذلك بتحوله إلى حمض ٣ – فسفو جليسريك،(3 PGA).ومن المهم أن تعرف أن حمض ٣ – فسفوجليسريك قد ينتج من الأحماض ثلاثية الكربون – ومن حمض الجليكوليك glycolic acid ، وحمض جلى أوكسيليك glyoxylic acid ، الجليسين ، السيرين - وتكوين حمض ٣ – فسفوجليسريك (3- PGA) من هذه المركبات يسمى بدورة أو مسلك الجليكولات glycolate cycle .

وبعض الفسيولوجيين النباتيين يعتقدون أن التنفس الضوئى نشأ كاستجابة لتراكم الفسفوجليكولات (phosphoglycolate accumulation) وكميكانيكية منظمة لمستويات

السكرات المفسفرة ، وكذلك كميكانيكية لتنظيم الانتقال بين الخلايا – والتحولات الداخلية للكربوهيدرات والبروتين [الجليكولات إلى الجليسين إلى السيرين إلى حمض الفسفوجليسريك] – وعلى أى الحالات فنحن ما زلنا لا نعرف وظيفة التنفس الضوئى فى النبات .

ثانى أكسيد الكربون Carbon Dioxide

يوجد CO_2 بتركيز منخفض فى الهواء الجوى ٠,٠٣٪ أو ثلاثة أجزاء لكل ١٠,٠٠٠ جزىء ويكون هذا التركيز ثابت تقريباً وكافى لإمداد النبات بالغاز ، ويرجع ثبات نسبة CO_2 فى الهواء الجوى لوجود مصادر أخرى لهذا الغاز خلاف تنفس الحيوانات .

أحتياطى ثانى أكسيد الكربون Carbon dioxide reservoir

تعتبر البكتيريا الموجودة فى التربة والمياه العذبة والمحيطات هى أهم مصادر CO_2 ، فهى تحلل وتؤكسد المخلفات العضوية وبذلك يتحرر الكربون الموجود فى المادة العضوية إلى الجو مرة ثانية على صورة CO_2 وتتجاوز كمية CO_2 المنتجة بهذه الطريقة كمية CO_2 الناتجة عن تنفس الحيوانات ، ويوجد CO_2 كذلك فى المياه العذبة ومياه المحيطات على صورة حمض الكربونيك الذائب (H_2CO_3) . لذا تعتبر المياه أحد مخازن CO_2 المهمة . والمصدر الثانى لغاز CO_2 لكنه أقل فى الأهمية هو احتراق الوقود والذى يحرر مئات الآلاف من الأطنان من CO_2 فى الجو كل عام ويكون تركيز CO_2 فى المدن الصناعية أعلى من المدن الغير صناعية .

وخلال العصر الكربونى Carbonifirous Age منذ ٣٠٠ مليون عام عاشت النباتات أزهى عصورها على الأرض .فكانت الأرض تشبه صوبة زجاجية جوها غنى بالرطوبة وغاز CO_2 ، وبلغ تركيز CO_2 فى هذا العصر ٢٠٠ – ٣٠٠ مرة قدر تركيزه هذه الأيام . وبسبب زيادة عملية التمثيل الضوئى فى العصر الكربونى ، فإن ملايين الأطنان من الكربون قد دخلت فى تكوين أنسجة النباتات وتجمعت كميات كبيرة من المواد النباتية تحت الطين والمستنقعات حيث الظروف غير مواتية للتحليل ، وهى الآن تشكل مناجم الفحم وآبار البترول فى عصرنا الحالى .

وتشكل مياه المحيطات مصدراً مهماً لغاز CO_2 وهو ميسور ومتاح للنباتات لكى

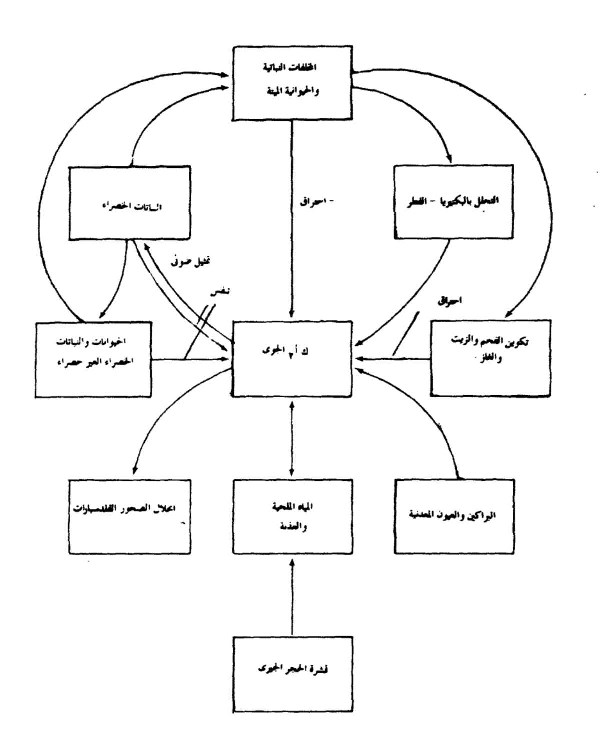
تقوم بالتمثيل الضوئى – وبتنفس النباتات والحيوانات البحرية فإن CO_2 يتحرر فى الماء ، وبعضه يستخدم فى التمثيل الضوئى وينتج CO_2 كذلك من القشرة الجيرية للحيوانات البحرية . لأنها تتكون نتيجة لتحول بيكربونات الكالسيوم [$(Ca[HCO_3]$] إلى كربونات الكالسيوم [$(CaCO_3)$] وينتج عن هذا التفاعل تحرر غاز CO_2 – كذلك تقوم بالتفاعل السابق بعض الحيوانات التى تتكون محاراتها من مادة فوسفات الكالسيوم ويتحرر جميع CO_2 الموجود فى بيكربونات الكالسيوم – وكما هو معروف فإن ثلاثة أرباع الكرة الأرضية مغطى بالمحيطات وتقدر كمية CO_2 فى هذه المياه بثمانين ضعفاً قدر CO_2 الموجود فى الجو . وتقول بعض النظريات أن تركيز CO_2 فى كل من الجو والمحيطات يكون فى حالة اتزان ديناميكى – فإذا قل التركيز فى الجو عوض بتحرر CO_2 من المحيطات (29) . كذلك إذا ارتفع تركيز CO_2 فى الجو فإن الاتزان يحدث بذوبان CO_2 فى مياه المحيطات ويعتقد أن هذا الإتزان هو العامل الأساسى لثبات تركيز CO_2 فى الجو .

كذلك يتحرر CO_2 من البراكين والعيون المعدنية ولكن هذه الكمية غير معنوية .

وتوجد بعض القوى الأخرى خلاف التمثيل الضوئى تساهم فى اختزال نسبة CO_2 من الجو – فمثلاً خلال عمليات التعرية weathering وانحلال الفلدسبارات feldspars يستخدم CO_2 وفى النهاية يثبت على صورة كيمائية غير قابلة للاستخدام . والتحلل الكيمائى للأرثوكلاز orthoclace ، وهو إحدى معادن الفلسبار كمايلى :

$$\underset{\text{orthoclase}}{KAlSi_3O_8} + H_2O + CO_2 \longrightarrow clay + \underset{\text{silica}}{SiO_2} + \underset{\text{potassium carbonate}}{K_2CO_3}$$

لذلك تشمل دورة CO_2 فى الطبيعة العديد من التفاعلات المعقدة (لاحظ شكل ١٤ – ١٥) .



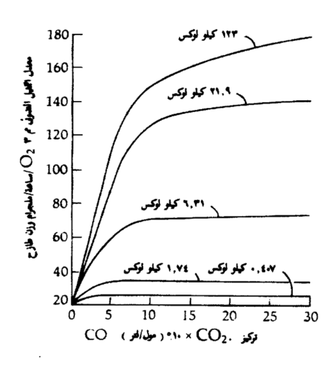
شكل ١٤ - ١٥ : دورة الكربون فى الطبيعة

ثانى أكسيد الكربون والنباتات Carbon dioxide and plants

درس العلماء انتشار - CO_2 خلال ثغور النباتات لمدة أطول من ستين عاماً وفى الحقيقة تعتبر الثغور هى الممر الأساسى لدخول ك أ٢ فى الأوراق وحركة الثغور تعتبر عاملاً مهماً لتنظيم دخول CO_2 وخروج O_2 (التبادل الغازى) - ويخترق O_2 الأدمة

بسهولة cuticle – بينما يعاق نفاذ CO_2 فى طبقة الأدمة . لذلك فإن تنظيم فتح وغلق الثغور يعتبر عاملاً مهماً لنشاط التمثيل الضوئى خصوصاً فى نباتات ك٣ والتى تدمج CO_2 مباشرة فى المركبات الوسطية للسكرات المفسفرة .

وأظهرت دراسات كل من كرزلر Kreusler (24, 25) وبراون واسكومب Brown (9) & Escombe وبانتانيلى Pantanelli (37) عن وجود علاقة كمية كبيرة بين تركيز CO_2 ومعدل عملية التمثيل الضوئى – فمثلاً توجد زيادة فى معدل التمثيل الضوئى بزيادة تركيز CO_2 تحت ظروف ثلاث درجات مختلفة من شدة الإضاءة – ويوضح شكل (١٤ – ١٦) هذه العلاقة .



شكل ١٤ – ١٦ : تأثير تركيز ك أ٢ على معدل التمثيل الضوئى تحت شدة إضاءة مختلفة (كيلولوكس klux = ١٠٠٠ شمعة متر

From E. Smith 1938. J. Gen Physiol -22: 21

فعلى تركيزات CO_2 المنخفضة وشدة الإضاءة العالية – يكون معدل التمثيل الضوئى مساوياً لكمية التنفس (التنفس الحقيقى + التنفس الضوئى) ، ويسمى تركيز CO_2 الذى عنده يكون معدل البناء الضوئى يكفى بالكاد ليعوض المفقود من التنفس بنقطة التعويض لثانى أكسيد الكربون Compensation point + Co ونصل إلى نقطة التعويض لثانى أوكسيد الكربون عندما تتساوى كمية CO_2 الممتصة مع الكمية المتولدة على شدة

الإضاءة العالية . ويكون معدل التمثيل الضوئى الظاهرى تحت هذه الظروف مساوياً للصفر .

وفى نباتات ك٣ فإن نقطة تعويض CO_2 تكون عالية جداً (٢٥ – ١٠٠ جزء فى المليون) بالمقارنة بنباتات ك٤ (أقل من ٥ جزء فى المليون) ويفسر ذلك بأن نباتات ك٤ يكون تركيز CO_2 فى البلاستيدات الخضراء لغلاف الحزمة عالياً ، وكذلك يكون مستواه عالياً فى خلايا النسيج المتوسط للورقة ، ويتوزع CO_2 فى نباتات ك٤ كأحماض عضوية ، وبذلك يتكون إمداد (حوض) ذو مستوى عالى من CO_2 . أما فى نباتات ك٣ فإن كمية CO_2 الحرة فى النسيج الوسطى لهذه النباتات تكون قليلة لأن هذه النباتات لا تملك ميكانيكية لتثبيت CO_2 .

وفى نباتات ك٤ فإن مستوى CO_2 الجوى العالى يثبط التنفس الضوئى معنوياً ، لأن CO_2 يتنافس أكثر من O_2 للارتباط مع المركز النشط لإنزيم ريبولوز ثنائى الفسفات كربوكسيليز **RuBP Carboxylase** وبذلك يثبت CO_2 ، بمعدل أكبر بكثير من O_2 .

وعلى الرغم من أن تركيز CO_2 فى الغلاف الجوى يعتبر ثابتاً ٠,٠٣٪ إلا أن هناك انحرافاً عن هذه النسبة فمثلاً فى أماكن التمثيل الضوئى النشط والمكثف مثل أعلى أسطح الغابات مباشرة أو فوق حقول الذرة فإن تركيز CO_2 يقل بدرجة ملحوظة أثناء ساعات النهار – فقد وجد نيردوم ولوميس **Verduim & Loomis (54)** أن تركيز CO_2 على بعد ١٠٠ م من سطح حقل ذرة ينحدر من تركيز قدره ٠,٠٦٧٥٪ بالليل إلى تركيز قدره ٠,٠٤٥٪ فى الصباح – وتدل هذه الدراسة على السرعة التى ينخفض بها تركيز CO_2 نتيجة لعملية التمثيل الضوئى ، وكيف يرتفع أثناء الليل نتيجة للتنفس ، ويجب أن نأخذ فى الاعتبار المكان الذى ينمو فيه النبات – عند التكلم عن تركيز CO_2 فى الجو المحيط به فعلى الرغم من أن تركيز CO_2 على مستوى سطح البحر هو ٣٠٠ جزء فى المليون وعلى مستوى ١٥,٠٠٠ قدم فإن تركيز CO_2 يقل ، أى أن قيمة الضغط الجزئى **(partial pressure)** لغاز CO_2 يكون أقل من نصف قيمته على مستوى سطح البحر ، وترجع أهمية هذه النقطة إلى أن هناك تقارير تفيد أن هناك معدل زائد غير عادى للتمثيل الضوئى فى النباتات الجبلية (أى التى تنمو على الجبال أو الأماكن المرتفعة) **alpine plants (51)** .
. (51)

درجة الحرارة Temperature

ككل عمليات الحياة فإن التمثيل الضوئى يكون محدداً بدرجات الحرارة التى يتحملها البروتين . أى أن العملية تنشط بصفة عامة على درجات حرارة أعلى من الصفر وأقل من ٦٠° م . وعلى الرغم من أن الجزء الكيموضوئى لا يتأثر بدرجة الحرارة - إلا أن الجزء الكيموحيوى والذى تقوم به الإنزيمات يعتمد على درجة الحرارة ، وتختلف النباتات فى تكيفها لتحمل درجات الحرارة المرتفعة .

الضرر الناشئ عن درجات الحرارة المتطرفة

Injury at temperature extremes

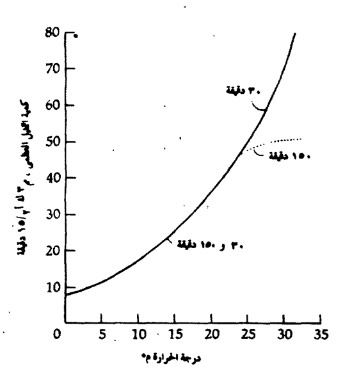
تثبط درجات الحرارة المنخفضة معدل التمثيل الضوئى بطريق مباشر وآخر غير مباشر والأثر المباشر لدرجات الحرارة المنخفضة هو تأثيرها المثبط لنشاط الإنزيمات الخاصة بتفاعلات الظلام . أما الأثر الغير مباشر فهو تكوين الثلج فى داخل وخارج الخلايا . ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج خارج الجدر الخلوية (فى المسافات البينية) إلى أنه يسحب الماء من الخلايا الحية وبذلك يولد ظروفاً مثل الجفاف drought - ويرجع الأثر الضار لتكوين الثلج داخل الخلايا الحية إلى أنه يسحب أو يصفى الماء الحر free water من الخلية - ويسبب كذلك الضرر الميكانيكى والذى يؤثر تأثيراً سيئاً على البناء الهندسى للخلية والبلاستيدة الخضراء ويشمل الضرر الميكانيكى أيضاً تحطيم خاصية النفاذية الاختيارية للأغشية الخلوية « بما فى ذلك الأغشية البلازمية للبلاستيدات الخضراء » وأضاف رابينوفتش (41) Rabinowitch إلى أن التركيب الغروى للسيتوبلازم والبلاستيدات الخضراء يمكن أن يتحور نتيجة للتأثيرات الميكانيكية . وكما هو معروف جيداً فإن الوظائف الحيوية للخلية يمكن أن تنتهى بالتعرض لدرجات الحرارة المرتفعة . أما التعرض لدرجات الحرارة المرتفعة - جداً يؤدى مباشرة إلى الموت الحرارى thermal death . أما التعرض لدرجات حرارة مرتفعة ارتفاعاً بسيطاً عن المجال الحرارى للكائن الحى المعنى بالدراسة - فإن الموت لا يكون مباشراً ، بل يكون بصفة بطيئة وثابتة - نتيجة لنقص معدل بعض العمليات الحيوية . وكما هو معروف فإن التأثير السيىء لدرجة الحرارة يكون عكسياً فى البداية ولكن عندما تطول فترة التعريض فإنه يصبح غير عكسى .

وعلى الرغم من أن الموت الحرارى thermal death يحدث لمعظم الأوراق والطحالب

فى مجال قدرة ٥٥° م – ٦٠° م – لكن التثبيط الحرارى thermal inhibition لعملية التمثيل الضوئى يحدث على درجات حرارة أقل انخفاضاً – مما يدل على أن تأثير الحرارة فى هذه الحالة يكون بصفة أساسية على جهاز التمثيل الضوئى وليس على السيتوبلازم المحيط بالبلاستيدات الخضراء .

ويمكن الحصول على معدل أعلى من التمثيل الضوئى برفع درجة الحرارة فوق الدرجة المثلى – بشرط أن تكون مدة التعريض قصيرة – لذا فإن الضرر الحرارى يعتقد أنه عملية تحطيم بطيئة وتعزى إلى تثبيط الإنزيمات بالحرارة (14) .

ولقد درس كل من نوداك وكوب Noddack & Kopp (31) تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى فى طحلب الكلوريللا Chlorella (شكل ١٤ – ١٧)



شكل ١٤ – ١٧ : تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى لاحظ أن المعدل الأمثل للتمثيل الضوئى حدث عند التعرض لفترة قصيرة – وعندما زادت فترة التعريض لدرجة الحرارة العليا فإن المعدل هبط .

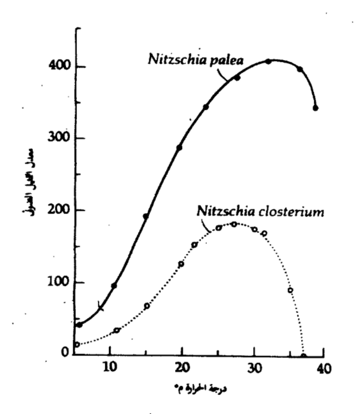
From W. Noddack and C. Kopp, 1940. Z. Physik. Chem. 187 A: 79 .

وكما هو ملاحظ فإن التعريض لفترة قصيرة ، تكون درجة الحرارة المثلى ٣٠° م – ولكن إذا تعرض نفس الطحلب لمدة أطول فإن درجة الحرارة المثلى تكون ٢٢° م فقط .

تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئى

Temperature Effects on Rate of Photosynthesis

بصفة عامة يمكن القول أن رفع درجة الحرارة يسبب زيادة فى معدل التمثيل الضوئى عندما تكون العوامل الأخرى عوامل غير محددة : وهذه الزيادة فى معدل التمثيل الضوئى تكون ذات علاقة خطية على درجات الحرارة المنخفضة ، ثم يقل المعدل بزيادة درجة الحرارة حتى يصل إلى المثلى والتى بعدها يقل معدل التمثيل الضوئى . وتعتمد درجة الحرارة المثلى على نوع النباتات تحت الدراسة وكذلك على طول فترة التعريض (شكل ١٤ - ١٨)



شكل ١٤ - ١٨ : تأثير الحرارة على معدل التمثيل الضوئى على شدة إضاءة عالية - لاحظ الاختلافات فى تحمل الحرارة فى الكائنين تحت الدراسة . (١) ، (٢) من قبيلة الدياتومات .Bacillariophyceae (Diatoms).

From H. Barker. 1935 Archiv. Mikrobiol. 6:141.

وفى نباتات ك٣ فإن التأثيرات المثبطة للحرارة العالية على معدل التمثيل الضوئى ترجع على الأرجح إلى تشجيع هذه الحرارة للتنفس الضوئى ، وعادة يثبط تثبيت CO_2 فى هذه النباتات على درجات حرارة من ٢٥ - ٣٠° م .

أما فى نباتات ك٤ فإن معدل التمثيل الضوئى بها يكو ذو علاقة طردية مع رفع درجة الحرارة حتى الدرجة المثلى وهى أعلى من ٣٠° م وقد تكون أعلى من ٣٥° م وذلك لأن التنفس الضوئى فى هذه النباتات يكون منخفضاً .

ويشابه تأثير الحرارة على التمثيل الضوئى تأثيرها على النشاط الإنزيمى – مما يدعم النظرية القائلة أن تثبيط الإنزيمات هو أحد أسباب تثبيط التمثيل الضوئى على درجات الحرارة العالية وهذه النظرية على الأرجح تمثل الحقيقة ، ولو أنه من المحتمل وجود عوامل أخرى مثل امتصاص CO_2 ، فقد يكون هو العامل المحدد عند حدوث معدلات مرتفعة جداً من التمثيل الضوئى حتى ولو كان التركيز الأمثل من CO_2 متوفراً ، وهذا يكون واضحاً فى نباتات ك٣ . وتحت الظروف الطبيعية ، فإن معدل التمثيل الضوئى الأمثل نادراً ما يحدث – وفى أغلب الأحيان يكون الضوء أو CO_2 أو الاثنان هما العاملين المحددين .

وأوضحت أبحاث توماس وهِل Thomas & Hill (22) أن تأثير درجات الحرارة على معدل التمثيل الضوئى تحت الظروف الحقلية لا يكون موجوداً فى المجال الحرارى من ١٦ – ٢٩° م .

المـــــاء Water

من الصعب أن يقرر الإنسان أن نقص الماء له تأثير مباشر مثبط على عملية التمثيل الضوئى – لأن كمية الماء المطلوبة قليلة جداً إذا ما قورنت بالكمية اللازمة لاستمرار حياة النبات .

فقبل أن تتأثر عملية التمثيل الضوئى بالإمداد المائى ، خاصة التأثير الغير مباشر للماء المخزون – يكون قد تأثر النظام الحيوى للنبات ككل ، وبالطبع فإن نقص الماء يؤثر على التمثيل الضوئى مع العمليات الحيوية الأخرى فى النبات .

فقد لاحظ العديد من الباحثين انخفاض معدل التمثيل الضوئى للنباتات النامية فى التربة التى تعانى نقصاً فى الماء – فمثلاً لاحظ شينيدر وشيلدرز Schneider & Childers (46) نقصاً قدره ٥٠٪ فى معدل التمثيل الضوئى لأشجار التفاح النامية فى تربة سمح لها أن تجف تدريجياً – وحدث هذا النقص قبل ظهور أى أعراض للذبول على الأوراق .

وحصل لوستالوت Loustalot (27) على نتائج مشابهة بالنسبة لأشجار البيكان pecan

trees – وكان النقص فى معدل التمثيل واضحاً عندما كانت الظروف مواتية للنتح – وهذه التأثيرات المثبطة لنقص الماء تكون تأثيرات أساسية بسبب نقص الماء فى البروتوبلازم وانغلاق الثغور – وكما هو معروف فإن جفاف البروتوبلازم dehydration يؤثر على تركيبه الغروى وكذلك على نشاطه الأيضى مثل التنفس والتمثيل الضوئى – كذلك يقل نشاط الإنزيمات والتى تؤثر بدورها على معدل العمليات الحيوية .

ويعتبر رابينوفتش (Rabinowitch (39 أن التمثيل الضوئى يكون أكثر حساسية لنزع الماء من البروتوبلازم بالمقارنة بالعمليات الأيضية الأخرى (مثل التنفس) وأحد أسباب هذه الحساسية هو الهدم الطبيعي physical damage الذى يحدثه نزع الماء على البناء الدقيق للنظم الضوئية فى البناء الضوئى . ويعتبر العديد من الباحثين أن غلق الثغور هو العامل الأساسى لتثبيط البناء الضوئى فى حالة نقص الماء – ففى حالة وجود عجز فى الماء فى نبات ما فإن الثغور تغلق وبذلك يقل امتصاص CO_2. وكما هو معروف فإن تركيز CO_2 فى الهواء الجوى فى الظروف الطبيعية يكون عادة هو العامل المحدد لعملية التمثيل الضوئى لذا فإن غلق الثغور يثبط من معدل العملية – وعلى العموم فإن كثيراً من الباحثين قد اعترضوا على هذه النظرية . فمثلاً ميشيل (Michell (30 وجد أن معدل التمثيل الضوئى يستمر دون تغير يذكر حتى تذبل الأوراق – كذلك لاحظ كل من فيردم ولوميس (Verduim & Loomis (54 أن معدل امتصاص CO_2 يظل تقريباً كما هو فى أوراق الذرة التى ظهرت عليها أعراض الذبول – كما وجد كل من تنج ولوميس (53) Ting & Loomis – أن معدل انتشار CO_2 يظل عالياً ومنتظماً تقريباً حتى تنغلق الثغور – لذا فإن الثغور التى تظهر تحت الفحص الميكروسكوبى مغلقة هى فى الواقع كانت مفتوحة بدرجة كافية لامتصاص CO_2. – ولذلك فإن غلق الثغور الناتج عن نقص الماء هو أحد الأسباب العديدة المشتركة فى نقص معدل التمثيل الضوئى فى حالة نقص الماء .

الأسئلة

١٤ - ١ أوصف باختصار الأبحاث التي أدت إلى التحقق من هوية السكريات المفسفرة الناتجة عن عملية التمثيل الضوئي ؟

١٤ - ٢ ماذا يقصد بالاصطلاح « تثبيت CO_2 » ؟ وأين يحدث فى الخلية وما علاقته بالتفاعلات الكيموضوئية ؟

١٤ - ٣ قارن بين تثبيت CO_2 فى نباتات ك٤ ونباتات ك٣ ؟ فى إجابتك ادخل فى الاعتبار ، المستقبلات ، النواتج الوسطية ، المنتجات ، الخصائص التشريحية ؟

٤ - ٤ هل هناك اختلافات فى ميكانيكية تثبيت CO_2 بين معظم نباتات ك٤ ونباتات الأيض الحمضى التشحمى [CAM] ؟

١٤ - ٥ من فهمك للتفاعلات الكيموضوئية وتفاعلات تثبيت CO_2. للتمثيل الضوئى - دون العوامل التى تؤثر بدرجة ملحوظة على معدل عملية التمثيل الضوئى .

١٤ - ٦ عرف ما يأتى : "نقطة التعويض الضوئى ، نباتات الظل ، نباتات الشمس والتشميس .

١٤ - ٧ وضح ما هوتأثير فاربورج ؟ وكيف يتعلق تأثير فاربورج بعملية التنفس الضوئى ؟

١٤ - ٨ ما هى العلاقة بين التنفس الضوئى والتركيب التشريحى للأوراق التى يحدث بها هذا النوع من التنفس ؟

١٤ - ٩ ما هى أهمية إنزيم كربوكسيليز سكر الريبيولوز - ثنائى الفوسفات فى دورة كالفن - بنسون والتنفس الضوئى ؟ - هل يوجد هذا الإنزيم فى نباتات ك٤ ؟

١٤ - ١٠ لماذا تثبط، شدة الضوء العالية تثبيت CO_2 فى نباتات ك٣ ؟

١٤ - ١١ هل توجد منافع أيضية للتنفس الضوئى ؟ وضح ما هى الاقتراحات التى تتعلق بالدور الإيجابى للتنفس الضوئى فى النباتات ؟

١٤ - ١٢ وضح حالة تكون فيها زيادة تركيز CO_2 لا يكون لها أثراً على معدل التمثيل الضوئى ؟

١٤ - ١٣ ما هى تأثيرات درجة الحرارة العالية (من ٣٠ - ٣٥ °م) على معدل التمثيل الضوئى فى نباتات ك٣ ؟ لماذا ؟

١٤ - ١٤ إشرح بعض الأسباب الفسيولوجية عن سبب تثبيط نقص الماء على لمعدل عملية التمثيل الضوئى ؟

قراءات مقترحة

Berry, J.A., C.B. Osmond, and G.H. Lorimer. 1978. Fixation of $^{18}O_2$ during photorespiration. *Plant Physiol.* 62:954–967.

Calvin, M., J.A. Bassham, A.A. Benson, V. Lynch, C. Ouellet, L. Schou, W. Stepka, and N.E. Tolbert. 1951. Carbon dioxide assimilation in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 5:284–305.

Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476–480.

Canvin, D.T. 1979. Photorespiration: comparisons between C_3 and C_4 plants. In M. Gibbs and E. Latzko, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:368. Berlin: Springer.

Chollet, R., and W.L. Ogren. 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. *Bot. Rev.* 41:137–179.

Galston, A.W., P.J Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

Gifford, R.M., and L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485–509.

Goldsworthy, A. 1970. Photorespiration. *Bot. Rev.* 36:321–340.

Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 106:103–111.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.

Lorimer, G.H. 1981. The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: the primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:349–383.

Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:379–414.

Raven, P.H., R.F. Evert, and H. Curtis. 1981. *Biology of Plants*, 3rd ed. New York: Worth.

White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.

الفصل الخامس عشر



إنتقال السكريات

Translocation of Sugars

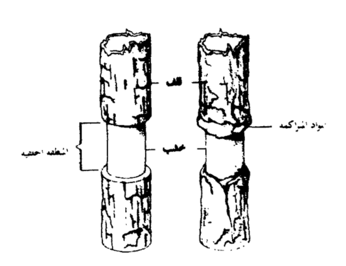
[حشرة المن وقد أولجت خرطومها فى لحاء أحد الأغصان الصغيرة (لبلوب) - وبمرور عصير اللحاء السكرى فى أمعاء الحشرة يخرج على هيئة قطرات من ندى العسل (المن) - وكان العلماء فى الدراسات المبكرة يفصلون الحشرة عن الخرطوم ويجمعون نضح أو نز اللحاء مباشرة من الخرطوم بعد ذلك يحللون هذا النز أو النضح اللحائى]

عن M.H. Zimmermann. 1961. Movement of organic substances in trees. Science 133 : 73-79.

 Photo courtesy of M.H. Zimmermann, Harvard Forest.

تعتمد الخلايا الحية الغير خضراء فى إمدادها بالغذاء على الخلايا التى تقوم بالبناء الضوئى – وعموماً – يفصل بين الخلايا الممثلة ضوئياً وبقية الخلايا الأخرى مسافات – قد تكون طويلة جداً – ومن هنا تظهر الحاجة إلى نظام فعال للانتقال ، عندما نأخذ فى الاعتبار المسافة التى تفصل بين الأوراق والجذور . وكذلك الكميات المطلوبة من الأغذية وبالسرعة الملائمة لسير العمليات الأيضية فى الأنسجة والخلايا التى لا تقوم بالبناء الضوئى . وتقوم عناصر الأنابيب الغربالية (Sieve tube elements) بحل هذه المشكلة ، وهذه العناصر الغربالية وكذلك نسيج الخشب تشكل شبكة من القنوات تمتد فى جميع أجزاء النبات وتمد جميع الخلايا بالسكرات التى تكونت فى الأوراق .

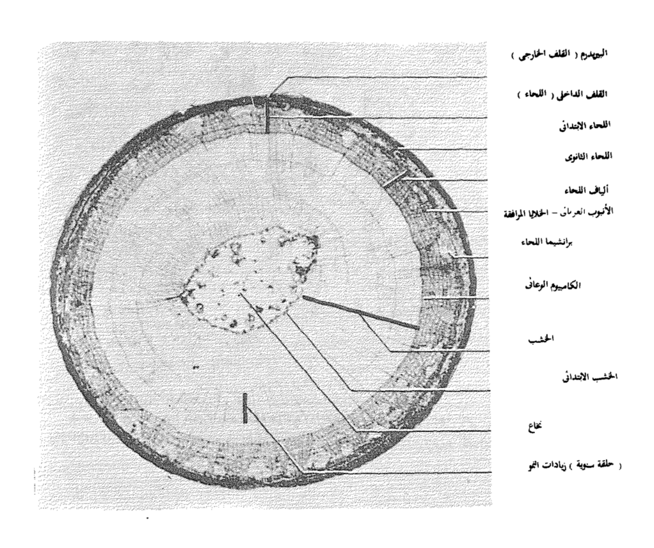
وعلى الرغم من أن العلماء قد بدأوا فى مناقشة انتقال (translocation) العصير الناضج أو المكتمل (elaborate sap) فى منتصف القرن السابع عشر ، إلا أنهم لم يعرفوا النسيج النباتى الذى يقوم بهذه العملية ، وقد اعتقدوا أن المواد التامة الصنع تمتص من التربة عن طريق الجذور وتنتقل إلى الأوراق عن طريق الخشب ، حيث تجرى عليها فى الأوراق بعض التغيرات ، ثم يعاد انتقال (retranslocation) هذه المواد المحورة (modified substances) أيضاً خلال أنسجة الخشب فى الاتجاه إلى أسفل (downward direction) ، وبعبارة أخرى فقد اعتقدوا أن الانتقال إلى أعلى و إلى أسفل يتم ويحدث فى نسيج الخشب . وفى عام ١٨٣٧ م أعطانا العالم هارتج Hartig أول وصف تشريحى وفسيولوجى للنسيج الذى يقوم بعملية إنتقال المواد والمركبات العضوية ، وكان اكتشافه للأنابيب الغربالية فى القلف bark هو أول دليل على وجود نظام محكم ومتقن لتوزيع الغذاء فى النبات – وأقام هارتج الدليل على أن المواد الغذائية تتجمع فوق المنطقة الحلقية (girdle) التى تزال منها جميع الأنسجة خارج الخشب ويسبب هذا التجمع انتفاخ وتورم bulge الساق (شكل ١٥ – ١) . وفى طريقة التحليق girdling تزال منطقة حلقية من القلف الخاص بإحدى السيقان أو الفروع ويترك نسيج الخشب سليماً كاملاً ، وتتراكم المواد المنقولة من الأوراق فوق الحلقة مباشرة ، وهذا يدل على أن اللحاء وليس الخشب يكون المسئول عن انتقال المواد العضوية من الأوراق .



شكل ١٥ - ١: جذع شجرة بعد تحليقه مباشرة (الجهة اليسرى) - فى الجهة اليمنى - بعد فترة طويلة - ويلاحظ تراكم المواد المنتقلة من الأوراق - فوق المنطقة الحلقية مباشرة مسببة إنتفاخ وتورم الساق فوق الحلقة .

تشريح نسيج اللحاء Anatomy of Phloem Tissue

يتكون نسيج اللحاء بصفة أساسية من عناصر الأنابيب الغربالية sieve tube elements ومن برانشيما اللحاء (11,17) - فى النباتات مغطاة البذور angiosperms وتوجد الخلايا المرافقة companion cells - ملازمة ومرافقة للأنبوب الغربالى sieve tube ٠، أما فى المخروطيات conifers فيوجد نوع من الخلايا مشابه للخلايا المرافقة تسمى الخلايا الزلالية (الألبيومينية) albuminous cells وهذه الخلايا ترافق الأنبوب الغربالى فى المخروطيات ، وبالإضافة إلى أنواع الخلايا السابقة توجد ألياف اللحاء phloem fibers ، الاسكلريدات sclereids ، وخلايا الأشعة ray cells ، ويوضح شكل (١٥ - ٢) موضع اللحاء بالنسبة للخشب فى ساق نبات من ذوات الفلقتين dicot.stem . ويدل وجود الكميات الكبيرة من حبيبات النشا فى برانشيمة اللحاء (phloem parenchyma) على الوظيفة الأساسية لهذه الخلايا وهى التخزين storage ، كذلك من الممكن أن تلعب هذه الخلايا دوراً فى انتقال السكرات فى النبات ، وتحتوى الخلايا البرانشيمية لنسيج اللحاء الخاص بالأوراق والسيقان الخضراء على البلاستيدات الخضراء (11) - وتشارك الخلايا البرانشيمية اللحائية فى حركة السكرات القطبية من كتلة المادة الحية فى النبات (symplast) إلى العناصر



شكل ١٥ – ٢: قطاع عرضى فى ساق ذوات الفلقتين يوضح أماكن الأنسجة .

مهداة من : **C.j. Hillson, The Pennsylvania State University.**

الغربالية (54) وأشار كرافت Crafts (11) أن الأنسجة المرستيمية ومناطق التخزين تحصل على احتياجاتها من المواد الغذائية من الأنابيب الغربالية ، عن طريق حركة هذه الأغذية خلال كتلة المادة الحية symplast للخلايا البرانشيمية التى لا تحتوى على بلاستيدات خضراء .

ولقد أثبت كل من ويذرلى ، وبيل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) خلال سلسلة من التجارب الشيقة على قطع ساق نبات الصفصاف (willow stem segments) حدوث تبادل للسكرات بين الأنابيب الغربالية والخلايا البرانشيمية المجاورة لها .

ولقد استوعب كثير من الباحثين الآن فكرة أو الرأى القائل بأن الخلايا البرانشيمية تعمل كمضخات أيضية metabolic pumps لإفرازات الأغذية داخل الأنابيب الغربالية عند المنبع أو المصدر source (أنسجة الإمداد) وأفراز الأغذية من الأنابيب الغربالية عند المصرف أو البالوعة sink أو أنسجة الاستقبال (5,19,23) – والبالوعة sink أو أماكن الجذب أو أنسجة الاستقبال – هي أماكن النبات التى تنتقل إليها المواد الغذائية ، وهذه المواد إما تستخدم فى البناء (مثل الأنسجة المرستيمية أو تخزن (الأعضاء المخزنة) ، وتعتبر الأنسجة المخزنة والخلايا التى تقوم بعملية التمثيل الضوئى مصادر رئيسية لنواتج التمثيل assimilates ، وكذلك مصادر للمركبات العضوية الناتجة عن الهضم (التحليل المائى) ، والأنسجة التى تنقل المواد العضوية والماء (الماء بما فيه من العناصر الغذائية مع تيار النتح) من المنبع أو المصدر إلى المصب أو البالوعة ، وتحتوى على ما نسميه تيار نواتج التمثيل (assimilate stream) .

الخلايا المرافقة Companion Cells

لقد ركز العلماء اهتمامهم على الخلايا المرافقة بسبب علاقتها الوثيقة وملازمتها للأنبوب الغربالى ، ولقد أشارت اسو Esue (18) بأن هذين النوعين من الخلايا (الأنبوب الغربالى والخلايا المرافقة) ليس لها علاقة إنشائية وتطورية فقط بل لهما أيضاً علاقة فسيولوجية صميمة .

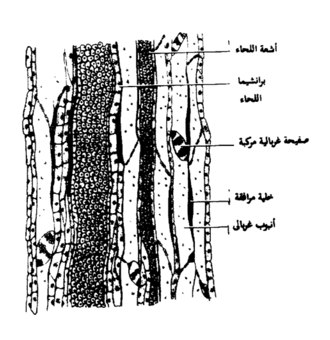
والجدر الفاصلة بين الأنبوب الغربالى والخلية المرافقة تكون رقيقة جداً ومنقرة بغزارة ، وعند فقد الأنبوب الغربالى لوظيفته – فإن الخلايا المرافقة تموت – وكما هو معروف فإن الأنبوب الغربالى الناضج أو المكتمل لا يحتوى على أنوية وبالعكس تحتوى الخلايا المرافقة على أنوية .

والخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة أو المجاورة للأنبوب الغربالى تشكل مصدر الطاقة الأيضية (metabolic energy) لحركة نواتج التمثيل (assimilates) للدخول والخروج من الأنبوب الغربالى ، ويعتقد أن الخلايا الزلالية albuminous cells الموجودة فى المخروطيات لها نفس الوظيفة الفسيولوجية التى للخلايا المرافقة – ويعتقد بعض الباحثين بوجود علاقة قوية بين الخلايا المرافقة والأنبوب الغربالى ، ويقترح هؤلاء الباحثون أن الاثنين يعملان كوحدة وظيفية واحدة single functional unit ، والطاقة المنتجة من الخلايا المرافقة الحية أى التى تحتوى على سيتوبلازم تستغل وتستخدم لدخول وخروج المواد فى ومن الأنابيب الغربالية والتى تعتبر عناصر وعائية مخصصة ومكيفة للنقل (5) . وقد دُعم هذا الاقتراح بدراسات

الميكروسكوب الإليكترونى والتى أظهرت وجود عدد قليل من الميتوكوندريا فى الأنبوب الغربالى وكثرة عددها ووفرتها فى الخلايا المرافقة (15) . كذلك يوجد اتصالات ومراسلات (communications) بين الأنبوب الغربالى والخلايا المرافقة عن طريق العديد من الأشرطة السيتوبلازمية البلازمودزماتا Plasmodesmata (7) . وخلايا أشعة اللحاء phloem ray cells تتكون من خلايا برانشيمية ووظيفتها الأساسية هى التخزين والانتقال الجانبى lateral transport . أما وظيفة ألياف اللحاء والاسكلريدات فهى التدعيم .

عناصر الأنبوب الغربالى Sieve Tube Elements

تتلائم الأنابيب الغربالية بدرجة كبيرة مع وظيفتها وهى النقل الفعال والسريع لكميات كبيرة من المواد المذابة (الذائبات) فى النبات ، ويتكون الأنبوب الغربالى من عناصر الأنبوب الغربالى وهى خلايا على درجة عالية من التخصص وتنتظم فوق بعضها لتكون عموداً قائماً ، والجدر العرضية الفاصلة بين الخلايا تتطور إلى مناطق متخصصة تسمى بالصفيحة الغربالية (sieve plate) والمساحات الغربالية (sieve areas) وتمر الشرائط السيتوبلازمية (cytoplasmic strands) من الصفائح والمساحات الغربالية ، وبذلك يكون الأرتباط أو الانفعال السيتوبلازمى مستمراً ومتصلاً فى جميع أجزاء العمود أو الأنبوب الغربالى ، ويوضح شكل (١٥ - ٣) قطاعاً طولياً لعناصر الأنبوب الغربالى والخلايا المجاورة له .



شكل ٢٥ - ٣:اللحاء فى ساق جنس العنب .

ويمثل نشوء وتطور عناصر الأنبوب الغربالى إحدى الصور الشيقة لكيفية ملائمة الخلية النباتية لوظيفتها المتخصصة . وتكون عناصر الأنبوب الغربالى الغير ناضجة عبارة عن خلية عادية لها نواة وسيتوبلازم ذو نشاط إنسيابى واضح - وقد يحتوى هذا السيتوبلازم على البلاستيدات وبعض الأجسام المخاطية slime bodies أو مايسمى كذلك بالأجسام البروتينية P- protein bodies (18) ، وفى عناصر الأنبوب الغربالى الحديثة تمر الأشرطة السيتوبلازمية عرضياً فى الفجوة العصارية ، وعادة تكون النواة معلقة بهذه الأشرطة السيتوبلازمية (11) .

وفى أثناء تكشف العناصر الغربالية تحدث تغيرات كثيرة - فتتفتت النواة وتذوب ، وتنتشر الأجسام البروتينية (P- protein) . وعند حدوث جرح فى النبات فإن الأجسام البروتينية P- protein وإحدى مواد الجدر الخلوية تسمى الكالوسى(callose) تنتج سدادات plugs تغلق الصفيحة الغربالية - ولا تنتج الخلايا الطبيعية مثل هذه السدادات - وتظل الأجسام البروتينية P- protein موزعة على طول الجدار الخلوى . ويقترح العلماء أن الوظيفة الأساسية للأجسام البروتينية (P- Protein) هى غلق الخلية الغربالية وذلك بسد الصفيحة الغربالية وبذلك تمنع سيلان المواد الممثلة أى نواتج التمثيل عند حدوث جرح فى النبات . وقد ميز العلماء أجسام شبه كرية (spheroid bodies) فى سيتوبلازم العناصر الغربالية المكتملة النضج أثناء اختفاء النواة كنتيجة لتفتيتها (16) ، ومن الجدير بالذكر أن سيتوبلازم العناصر الناضجة يخلو من الشبكة الإندوبلازمية (1) . ويبدو أن الشبكة الإندوبلازمية تكون محددة كطبقة رقيقة على طول الجدر الجانبية للخلية . ويبدو كذلك أنها لا تكون موجودة . وأثناء نضج الأنبوب الغربالى تبطىء الحركة الانسيابية ثم تتوقف بعد ذلك ، وأظهرت دراسات الميكروسكوب الإليكترونى على عناصر الأنبوب الفربالى لنبات الألوديا Elodea densa وجود الميتوكوندريا بأعداد قليلة ، ويدل هذا على بطء النشاط الأيضى ، ويكون السيتوبلازم على درجة عالية من النفاذية (highly permeable) ، ويلاحظ وجود الأشرطة السيتوبلازمية الواصلة بين الخلايا تمر من خلال الصفيحة الغربالية للأنبوب الغربالى الناضج (المكتمل) .

المواد التى تنتقل داخل اللحاء Substances Translocated Translocted in Phloem

١ - **الكربوهيدرات** (carbohydrates): تشكل المواد الكربوهيدراتية معظم أو القسم الأكبر من المواد التى تنتقل داخل اللحاء (73) وعلى الرغم من أن هذه الحقيقة قد أثبتت تجريبياً ولكننا ممكن أن نستنتجها من معلوماتنا التى تدل على أن معظم جسم النبات يتكون من خامات كربوهيدراتية .

وقد حلل زيمرمان Zimmermann (69,70) المواد الناضحة من اللحاء phloem exudate (نضح أو نز اللحاء أو إفرازات اللحاء) الخاص بستة عشر نوعاً من الأشجار ووجد إن السكروز يمثل القسم أو الشطر الأكبر من المواد الكربوهيدراتية المنقولة فى اللحاء ، وبالإضافة إلى السكروز فإن بعض الأنواع النباتية تنقل سكريات الأوليجو (oligosaccharides) مثل الرافينوز (raffinose) **والإستاكيوز** (stachyose) ، **الفيرباسكوز** (verbascose) ، وتتشابه هذه السكرات مع بعض فى أنها تتكون من السكروز متصلاً بوحدة من سكر د - جلوكوز D- glucose unit . وأثبت الباحثون أيضاً وجود كحولات السكر (sugar alcohol) مثل المانيتول (mannitol) والسوربيتول (sorbitol) فى نضح لحاء بعض الأنواع النباتية (27,69,70) . ولقد وجدوا أن السوربيتول ينتقل فى لحاء أشجار التفاح (27) .

وعلى الرغم من أن الهكسوزات مثل الجلوكوز والفركتوز شائعة الوجود فى أنسجة اللحاء الخاص بالعديد من النباتات ، إلا أن التحليل الكروماتوجرافى لنضح (نز - إفراز) اللحاء phloem exudate أثبت عدم وجود هذه السكرات بالكامل (60,73) . وإذا اعتبرنا أن نضح (نز) اللحاء يمثل العينة الحقيقية للمواد المنقولة داخل اللحاء . فيجب إذاً أن نسلم بالحقيقة التى تقول أن السكروز هو السكر الرئيسى الذى ينتقل فى اللحاء ولا تنتقل هذه الهكسوزات (جلوكوز و الفركتوز) داخل اللحاء . ويوجد الجلوكوز والفركتوز بصفة عامة فى الخلايا الغير موصلة nonconducting cells لنسيج اللحاء نتيجة لتحليل السكروز والسكرات المتعلقة به (60) .

ولقد تحصل كل من سوانسون والشيشينى Swanson & El- Shishiny (62) على نفس الخلاصة باستخدام طرق مختلفة . فقد حلل الباحثان مقاطع على مسافات مختلفة متزايدة من كرم العنب **(Vitis labruscana)** c.v. concord ، والتى أمدت قبل التحليل بغاز $^{14}CO_2$ - وكانت النتائج مهمة . فقد أظهرت النتائج أن أكبر كمية من النشاط الإشعاعى وجدت فى السكروز الموجود فى اللحاء (جدول ١٥ - ١) وهذا الجدول يوضح أيضاً أن الكميات النسبية للجلوكوز والفركتوز الموسومان كانت ثابتة تقريباً عند كل قطاع من قطاعات القلف (bark) والتى كانت على مسافات مختلفة ، وإذا فرضنا أن كميات كل من الجلوكوز والفركتوز الموسومان متساوية كنتيجة لتمثيل $^{14}CO_2$ فإن السكروز المخلق من هذه الهكسوزات الموسومة لا بد أن ينتج عند تحليله كميات متساوية من الجلوكوز والفركتوز الموسومان . لذا فمن المعقول أن نستنتج أن الجلوكوز

والفركتوز المكتشفان فى قطاعات القلف هى نواتج لتحليل السكروز وليس سكران منتقلين داخل اللحاء (أى ليس من السكرات المنقولة داخل اللحاء) .

فإذا فرضنا أن هذه الخلاصة حقيقية ، فلا بد أن نتوقع إذاً أن نسبة الهكسوزات الموسومة إلى نسبة السكروز الموسوم لا بد أن تنقص كلما بعدت المسافة عن الورقة المعاملة بغاز $^{14}CO_2$. ولقد أسس هذا التوقع على أساس أن السكروز الموسوم والبعيد عن الورقة المعاملة يلزمه وقت أقل حتى يتحلل بالمقارنة بالسكروز الموسوم والموجود قريباً من الورقة المعاملة مباشرة . وتدل البيانات الموجودة فى جدول (١٥ - ١) صحة هذه التوقعات تماماً . إذ أن النسبة انخفضت من حوالى ٠,٠٨٤ إلى ٠,٠٣٦ ، وبذلك يعضد الرأى القائل أن السكروز هو السكر الأساسى الذى ينتقل فى اللحاء وأن الهكسوزات لا تنتقل داخل اللحاء ، ويعتقد أن اكتشاف وجودها عند تحليل أنسجة اللحاء حدث نتيجة لتحلل السكروز والسكرات المتعلقة به .

أى أن الهكسوزات التى تظهر وتكون موجودة فى عناصر الأنبوب الغربالى تتكون نتيجة لتحلل السكروز . ولقد توصل بيرلى Burley إلى نفس النتيجة عند دراسته لانتقال السكروز فى نباتات فول الصويا soybean والراسبيرى (توت العليق) raspberry[1] (9) . وعلى أية حال - يجب أن نلاحظ أن هناك دراستان على الأقل قد أجريتا على عملية الانتقال داخل اللحاء فى نباتات قصب السكر sugar cane دلتا على أن السكروز يظل كما هو دون تحليل عند مروره فى قنوات اللحاء (29,31) .

جدول ١٥ - ١ : التركيز النسبى للكربون ١٤ الموجود فى السكرات الموجودة فى القلف على مسافات مختلفة .

Source: Rorm C.A. Swanson and E.D.H. Elshishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. Plant Physiol. 33:33.

مسافة الانتقال (م)	النبضات/ دقيقة/ مجم وزن جاف من القلف			جلوكوز/ سكروز	فركتوز/ سكروز
	سكروز	جلوكوز	فركتوز		
82	8005	661	678	0.083	0.085
202	6268	433	481	0.069	0.077
321	5800	397	402	0.069	0.069
429	4615	220	250	0.048	0.054
652	2942	136	126	0.046	0.043
875	1749	75	69	0.043	0.040
1156	900	34	31	0.037	0.034

(١) إحدى النباتات المثمرة والتى تؤكل ثمارها الغضة من العائلة الوردية - (تحت العائلة الوردية) ولا يتبع العائلة التوتية .

٢ – المركبات النيتروجينية Nitrogenous compounds : تنتقل الأحماض الأمينية والأميدات من الأوراق المسنة أو الهرمة (senescent leaves)، والأزهار إلى أماكن النبات الحديثة . وحركة هذه المركبات النيتروجينية تحدث بصفة أساسية فى اللحاء .

ودلت تحليلات ميتلر Mittler على « النز » أو النضح اللحائى (45,46) لعناصر الأنابيب الغربالية لسيقان الصفصاف على وجود أحماض:الجلوتاميك ، الاسبرتيك ، الثريونين ، ألنين ، سيرين ، ليوسين ، فالين ، فنيل ألانين والأميدات (أسبراجين ، جلوتامين) – وكذلك حمض ألفا – أمينو – بيوتيريك . وعلى الرغم من أن الأبحاث فى هذا الصدد قليلة . إلا أن المتوقع أن يجد الباحثون مستقبلاً معظم الأحماض الأمينية والأميدات الموجودة طبيعياً فى النبات – فى النز أو النضح اللحائى . ومن الواضح أن تركيز المركبات النيتروجينية فى النز (النضح) اللحائى يتأثر بالمرحلة التطورية للنبات – فمثلاً – فى نبات الصفصاف Salix فإن المركبات النيتروجينية توجد فى أعلى تركيزاتها وتنوعاتها خلال مرحلة النمو السريعة للورقة – وكذلك فى نهاية موسم النمو عندما تسود ظاهرة شيخوخة الأوراق (60) . أما فى خلال الجزء الأكبر من موسم النمو فإن تركيز المركبات النيتروجينية فى اللحاء يكون منخفضاً جداً . ولقد وجد زيمرمان (69) Zimmermann أن تركيز الأحماض الأمينية والأميدات فى نز (نضح) الأنابيب الغربالية لشجرة لسان العصفور الأبيض (اللدردار) white ash يكون فى حدود ٠,٠٠١ مول (0.001 M) .

المظاهر العامة (الخصائص العامة) للنقل اللحائى

General Aspects of Phloem Translocation

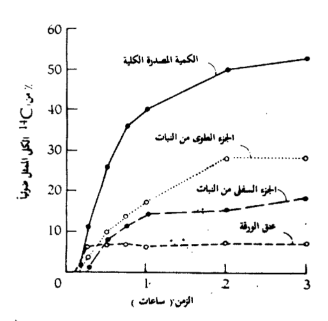
ناقشنا سابقاً تشريح نسيج اللحاء ، وطبيعة المواد العضوية التى تنتقل خلال قنواته . ودعنا الآن ندخل فى الاعتبار إتجاه ومعدل حركة هذه المواد ، وكذلك العوامل التى تؤثر على هذا الانتقال مثل درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية metabolic inhibitors ، منحدر تدرج التركيز concentration gradient ،نقص العناصر الغذائية ، أثر الهرمونات .

اتجاه الحركة Direction of Movement

الحركة ذات الإتجاهين Bidirectional Movement : تكون حركة المواد العضوية ذات

اتجاهين فى النبات – أى أن المواد تنتقل فى الاتجاهين المتضادين فى آن واحد فى ساق النبات الواحد . فتتحرك النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) من الأوراق وربما تنتقل فى اتجاه الجذور أو ربما تنتقل فى اتجاه القمم النامية (growing points) حيث توجد الأوراق الحديثة الصغيرة والأزهار والثمار النامية . وتحرك المواد العضوية من أعضاء التخزين مثل الجذور الوتدية المخزنة والدرنات والأبصال ، لتغذية البادرات الصغيرة يكون بصفة عامة فى الإتجاه إلى أعلى upward direction . كذلك فإن انتقال المواد من الأوراق المسنة « أو الهرمة » إلى الأوراق الصغيرة النامية يكون فى الاتجاه إلى أعلى (upward movement) .

وأظهرت دراسات بيدلف وكورى Biddulph & Cory باستخدام $^{14}CO_2$ وطرق الألقية (fluorescence techniques) – على نباتات الفاصوليا أن الأوراق القريبة من الجذور تنقل النواتج الأيضية metabolites بصفة أساسية إلى المجموع الجذرى (2) ، أما الأوراق القريبة من قمة النبات فتنتقل النواتج الأيضية إلى قمة الساق Stem apex ، أما الأوراق التى فى الموضع المتوسط فتنقلها فى كلا الاتجاهين . ويوضح شكل (١٥ – ٤) توزيع distribution النواتج الأيضية الموسومة labeled metabolites – بعد إمداد الورقة الإبتدائية لنبات قرع الكوسة squash بغاز $^{14}CO_2$ (67) .



شكل ١٥ – ٤: توزيع النواتج الأيضية بعد تغذية الورقة الابتدائية لنبات قرع الكوسة بغاز $^{14}CO_2$ وقد وجد النشاط الإشعاعى فى أجزاء النبات العليا والسفلى .

عن : J.A. Webb and P.R. Gorham. 1964. Plant Physiol. 39:663.

وكما هو واضح فى شكل (١٥ - ٤) فإن النواتج الأيضية (metabolites) تتحرك إلى الأجزاء العليا والسفلى من النبات . أى أن طرق النشاط الإشعاعى الموسوم (radioactive tagging techniqes) ، توضح بجلاء أن المواد العضوية تتحرك داخل السوق فى كلا الإتجاهين فى آن واحد والذى لم يمكن معرفته هو هل تتحرك المواد العضوية فى الإتجاهين فى نفس القناة اللحائية الواحدة ، أم فى قنوات لحائية مختلفة ؟ وهذه مشكلة صعبة الحل . واستطاع بيدلف وكورى Biddulph & Cory (2) إقامة الدليل على أن الحركة ذات الاتجاهين - فى نبات الفاصوليا تحدث فى قنوات لحائية منفصلة .

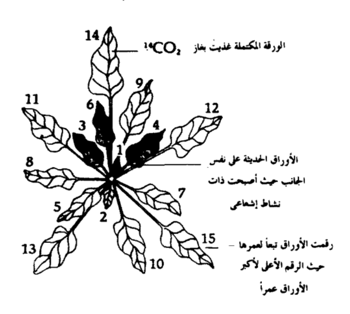
الحركة الجانبية فى الإتجاهات المماسية

Lateral Movement in Tangential Directions

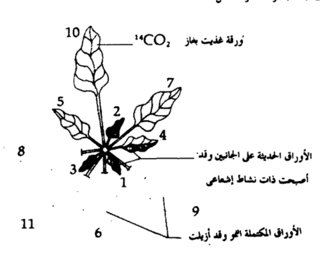
أظهرت العديد من الدراسات على نمط الانتقال أن انتقال المواد فى قنوات اللحاء يكون على هيئة أو نمط طولى (linear fashion) . أى أن السكرات ترحل من الأوراق وتنساب فى تيار الانتقال الرئيسى فى كلا الاتجاهين أى إلى أعلى وإلى أسفل على هيئة خط طولى ، ويحدث قليلاً جداً من الحركة الجانبية المماسية . ولقد أتضح أن نزع أوراق defoliation أحد جوانب النبات يسبب نمواً غير متناسقاً (غير متناظر) للنبات ، وفيه يكون نمو الجانب المنزوع الأوراق أقل من الجانب الآخر .

ولقد أدت دراسات جوى Joy (35) على انماط الانتقال translocation patterns فى نباتات بنجر السكر sugar beet إلى نتائج شيقة . فقد وجد جوى Joy أن إمداد إحدى الأوراق بغاز $^{14}CO_2$ لمدة أربع ساعات أدى إلى وجود النواتج الأيضية الموسومة بعد أسبوع فى الأوراق التى فوق الورقة المعاملة مباشرة فقط أو فى الجذور التى تلى هذه الورقة مباشرة فقط . وهذه النتائج تتوافق مع الخلاصة القائلة بعدم وجود الانتقال المماسى . ولكن بعد ذلك وجد جوى Joy فى تجاربه ، إن إزالة جميع الأوراق المكتملة النمو من أحد جوانب النبات مع ترك الأوراق الحديثة الغير مكتملة فقط فى هذا الجانب ، وأمدت إحدى الأوراق المكتملة النمو بغاز $^{14}CO_2$ على الجانب الآخر الذى تركت عليه الأوراق كلها ، لاحظ جوى Joy فى هذه الحالة حدوث الانتقال المماسى . فقد وجدت النواتج الأيضية الموسوم فى الأوراق التى فى موضع أعلى وأسفل الورقة المعاملة بالكربون المشع ، بل وجدت أيضاً النواتج الأيضية الموسومة فى الأوراق الحديثة التى تركت فى الجانب المنزوع الأوراق (لاحظ شكل ١٥ - ٥) . ومن الواضح أن هذه

الأوراق الحديثة قد حرمت من النواتج الضوء تمثيلية (photosynthate) ، لأن الأوراق المكتملة النمو التى فى جانبها قد أُزيلت . ولقد حصلت هذه الأوراق الحديثة على احتياجاتها من النواتج الضوء تخليقية من الأوراق المكتملة النمو التى على الجانب الآخر الذى لم تنزع أوراقه – لذلك حدث الانتقال المماسى .



(أ) توزيع ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الصغيرة (الحديثة) فى نبات بنجر السكر الكامل .



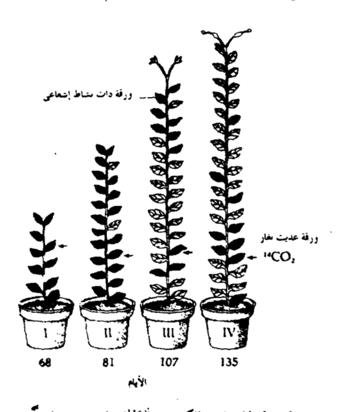
(ب) توزيع ^{14}C من الورقة المكتملة النمو إلى الأوراق الحديثة - فى هذه التجربة أزيلت الأوراق من على أحد جوانب النبات .

شكل ١٥ – ٥: يوضح توزيع ^{14}C فى أوراق نبات بنجر السكر – بعد أسبوع من معاملة ورقة واحدة مكتملة بغاز $^{14}CO_2$.

عن : **K.W. Joy. 1946. J. Exp. Bot. 15:485.**

وقد أظهرت الدراسات الخاصة عن أنماط التوزيع عند مراحل النمو المختلفة لنبات الدخان tobacco عن وجود الانتقال ذي الاتجاهين (bidirectional) والاتجاه المماسي (tangential) (58) . وفي هذه التجارب غذيت الورقة السابعة (العد من أسفل النبات) لنباتات الدخان ذات أعمار مختلفة أي ٦٨ ، ٨١ ، ١٠٧ ، ١٣٥ يوماً – بغاز $^{14}CO_2$ لفترة نصف ساعة فقط . بعدها سُمِح للورقة أن تقوم بعملية التمثيل الضوئي تحت الظروف الطبيعية لفترة خمس ساعات ونصف . وفي خلال هذه الفترة (الخمس ساعات والنصف) يحدث توزيع للكربون المشع دون حدوث إعادة التوزيع (redistribution) بكميات كبيرة محسوسة . وفي نهاية فترة الخمس ساعات ونصف حللت الأوراق ، السوق ، الجذور للكشف عن الكربون المشع ^{14}C . لاحظ شكل (١٥ – ٦) وجدول (١٥ – ٢) .

ولقد اتضح وجود الكربون المشع في الجذور الخاصة بالأربع نباتات ولكن الكمية الكبرى من هذا الكربون المشع وجدت في السوق . وأظهرت هذه التجربة أن أماكن النبات ذات النشاط الأيضي العالي مثل السيقان النامية والأوراق الحديثة تشكل أماكن جذب (بالوعات) للكربوهيدرات المنقولة ، واتضح أيضاً أن الكربون المشع انتقل في الاتجاه العلوي والسفلي في الساق .



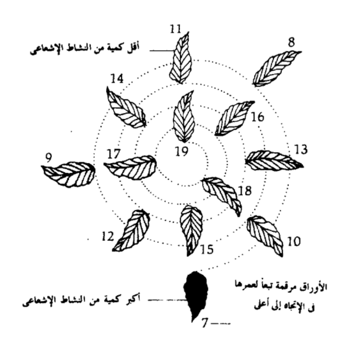
شكل ١٥ – ٦ : توزيع النشاط الإشعاعي للكربون (^{14}C) في نباتات الدخّان مختلفة الأعمار (مختلفة المرحلة التطورية) ولقد حدث الانتقال ذو الاتجاهين وكذلك الانتقال المماسي . تظليل الأوراق يدل على وجود ^{14}C

Reproduced by permission of the National Research Council from M. Shiroya et al. 1961. Canadian Journal of Botany 39:855.

جدول ١٥ – ٢: شدة النشاط الإشعاعى (ميكرو عد) الموجود فى الورقة المعاملة ، والأوراق الأخرى ، السوق ، والجذر – لأربع من نباتات الدخان مختلفة المرحلة التطورية (شكل ١٥ – ٦) .

الجزء النباتى	I	II	III	IV
	النبات			
الورقة المعاملة	131.2	155.9	93.3	136.7
الأوراق الأخرى	1.3	6.2	(آثار)	(آثار tr)
الساق	34.4	10.1	10.8	12.7
الجذر	1.7	0.9	1.8	5.9

عن **M. Shiroya, C.D. Nelson, and G.Krotkov, 1961. Translocation of Cl^{14} in tobacco at different stages or development following assimilation of $C^{14}O_2$ by a single leaf Can. J. Bot. 39:855.**



شكل ١٥ – ٧: يوضح نظام ترتيب الأوراق على الساق (Phyllotaxy) توزيع ^{14}C فى النبات الثانى (plant II) فى شكل (١٥ – ٦) . وتدل درجة التظليل على شدة النشاط الإشعاعى . رقمت الأوراق من الورقة السابقة (أى المعاملة) إلى أعلى حتى رقم ١٩ .

ودعنا الآن نناقش عدم وجود الكربون المشع فى الأوراق رقم (١١ ، ١٩) للنبات الثانى (٨١ يوم) ، وبالرجوع إلى شكل (١٥ – ٧) فإننا نجد أن نظام ترتيب

الأوراق phyllotaxy على سيقان هذا النبات يجعل الورقتين رقمى (١١ ، ١٩) فى موضع معاكس تماماً للورقة السابعة . وهى الورقة المعاملة ، ويلاحظ أيضاً أن زيادة المسافة المماسية بالنسبة للورقة المعاملة بغاز $^{14}CO_2$ – تقلل كمية النشاط الإشعاعى أى أن الأوراق رقم (١٠ ، ١٢ ، ١٥ ، ١٧ ، ١٨) بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٩ ، ١٣) – وهذه بدورها بها كمية من الكربون المشع أكبر من الأوراق رقم (٨ ، ١٤ ، ١٦) .

أما الورقتان رقما (١١ ، ١٩) فهما فى موضع متعاكس للورقة رقم (٧) المعاملة ، وبذلك لا نجد بهما أى نشاط إشعاعى ، وتدل هذه التجربة على وجود بعض الانتقال المماسى فى نبات الدخان ولكنه بدرجة مؤكدة يكون ثانوياً بالنسبة للانتقال الرأسى أو العمودى .

الحركة الجانبية فى الاتجاهات النصف قطرية (الشعاعية)

Lateral Movement in Radial Directions

لاحظ الباحثون وجود الانتقال النصف قطرى (الشعاعى) من نسيج اللحاء إلى نسيج الخشب فى العديد من النباتات . ولقد قدر أن الانتقال النصف قطرى للنواتج الأيضية الموسومة من اللحاء إلى الخشب فى نبات الفاصوليا يصل إلى حوالى ٢٥٪ من الكمية الكلية الموجودة فى اللحاء (3) . وفى دراسة أخرى على جزء من ساق نبات الصفصاف المورق بغاز $^{14}CO_2$ واكتشف وجود السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) فى نضح أو نز نسيج الخشب لهذا الساق (52) . ويعتقد أن الأشعة الوعائية (vascular rays) وهى تمثل اتصالات حية ممتدة بين نسيجى الخشب واللحاء تقوم بتسهيل الحركة الجانبية النصف قطرية بين اللحاء والخشب بدرجة كبيرة .

معدلات الانتقال وسرعاته (Translocation Rates and Velocities)

عندما نأخذ فى الاعتبار كميات المواد التى يحتاجها النمو السريع لأعضاء التخزين ، نستطيع أن نتصور أهمية معدلات الانتقال للمواد فى نسيج اللحاء . ولقد قدر الباحثون الأوائل هذه المعدلات عن طريق حساب الزيادة فى الوزن الجاف للثمار والدرنات والجذور المخزنة والأعضاء الأخرى التى تسحب كميات كبيرة من المواد من القنوات اللحائية ، ولكن هذه الطريقه لها مشاكل وصعوبات كثيرة . ويجب الأخذ فى الاعتبار

حسابات أخرى عديدة قبل أن نحسب المعدل الحقيقى للانتقال ، فمثلاً يجب الأخذ فى الاعتبار التخليق المحلى للنواتج الأيضية ، إذا كنا ندرس معدل الانتقال فى نسيج يقوم بعملية التمثيل الضوئى . كذلك يجب حساب الفقد الناتج عن التنفس أو إعادة توزيع النواتج الأيضية ، وفى أحوال عديدة فإنه لا يمكن قياس هذا الفقد بطريقة مباشرة ، لذا فإن معدلات الانتقال المحسوبة بهذه الطريقة تعطينا مؤشراً فقط عن الأنتقال الفعلى الذى حدث .

طرق اقتفاء الأثر Tracing Techniques

أتاحت طرق اقتفاء الأثر حساب معدلات مضبوطة بدرجة ما للانتقال . وفى هذه الطرق تغذى إحدى أوراق النبات بغاز $^{14}CO_2$ ، وبذلك يتم تمثيل الكربون المشع ، ثم نتتبع النواتج الأيضية الموسومة ، أى ذات النشاط الإشعاعى – على مسافات مختلفة من الساق – ويوضح جدول (١٥ – ٣) بعض معدلات الانتقال المقدرة بهذه الطريقة . وإذا أخذنا فى الاعتبار المساحات الضيقة المتاحة من الأنابيب الغربالية لعملية الانتقال داخل اللحاء – فإننا نندهش لهذه المعدلات المرتفعة من الانتقال والمقدرة فى جدول (١٥ – ٣) وتزداد هذه الدهشة إذا علمنا إن النواتج الأيضية يجب أن تعبر الآلاف من

جدول ١٥ – ٣: معدلات الانتقال فى أنواع نباتية مختلفة كما قدر بطريقة اقتفاء أثر المواد النشطة إشعاعياً .

النبات	المعدل سم/ ساعة	المرجع
فاصوليا حمراء	107	Biddulph and Cory, 1957
بنجر السكر	85–100	Kursanov et al., 1953
عنب	60	Swanson and El-Shishiny, 1958
صفصاف	100	Weatherley, Peel, and Hill, 1959
قصب السكر	84	Hartt et al., 1963
كوسة	290	Webb and Gorham, 1964
فول الصويا	100	Vernon and Aronoff, 1952
قرع عسل	40–60	Pristupa and Kursanov, 1957

الحواجز الغربالية (الصفائح الغربالية) عند خروجها من الورقة إلى أن تصل الجذور . ولقد استنتج كل من ويذرلى وبيل وهل Weatherley, Peel & Hill (66) أن إحدى النواتج الأيضية لكى تمر فى لحاء ساق الصفصاف لمسافة ١٦ سم لابد لها من أن تعبر من خلال ١,٦٠٠ – ٢٠٠٠ صفيحة غربالية – وفى آخر هذه الفصل سنناقش الآليات التى توضح كيف يكون معدل الانتقال عالياً بهذه الطريقة على الرغم من وجود معوقات كثيرة فى القنوات اللحائية .

اختلاف معدلات الانتقال تبعاً لاختلاف النواتج الأيضية

Different Metabolites With Different Translocation rates

لاحظ العديد من الباحثين اختلاف معدلات الانتقال تبعاً للنواتج الأيضية فمثلاً – إذا غذيت أوراق نبات الفاصوليا البالغ من العمر ١٢ يوماً – بمحاليل مختلفة من الماء المحتوى على نظير الهيدروجين المشع التريتيوم[1] Tratiated water (THO) ، ^{32}P والسكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) فإننا نحصل على معدلات مختلفة من الانتقال لكل مادة من المواد السابقة (3) ، فالسكروز يتحرك بمعدل أسرع نسبياً (١٠٧ سم/ ساعة) ، ويتحرك كل من الفوسفور المشع والماء الموسوم بمعدل يصل ٨٧ سم/ ساعة . ولقد تحصل كل من جاج وأرونوف Gage & Aronoff (21) على نتائج مشابهة عندما استعملا الفركتوز الموسوم (^{14}C - fractose) والماء الموسوم (THO) بالتريتيوم – لأعناق الورقة المفصولة لنبات فول الصويا والبالغ من العمر ثلاثة أسابيع – ولقد وجد الباحثان أن سكر الفركتوز الموسوم قد انتقل بمعدل أسرع من الماء الموسوم – واقترح الباحثان أن كلاً من السكرات والماء مستقلان بدرجة كبيرة عن بعضهما البعض فى انتقالهما داخل اللحاء . هذا بالإضافة إلى أن دراسات نيلسون وجورهام Nelson & Gorham (51) – دلت على أن الأحماض الأمينية تنتقل داخل اللحاء بمعدلات مختلفة عن السابق الإشارة إليها .

العوامل المؤثرة على عملية الانتقال Factors Affecting Translocation

توجد عوامل عديدة تؤثر على معدل الانتقال فى النباتات – وأهمها درجة الحرارة ، الضوء ، المثبطات الأيضية ، تدرج التركيز ، نقص العناصر الغذائية والهرمونات

---

(١) tritium كلمة يونانية تعنى الثالث third وهذا النظير المشع تحوى نواته على بروتون واحد وعدد ٢ نيوترون – وهو النظير الوحيد المشع للهيدروجين .

النباتية – ولا تمثل هذه العوامل المذكورة كل العوامل التى تؤثر على العملية ، ولكنها درست باستفاضة .

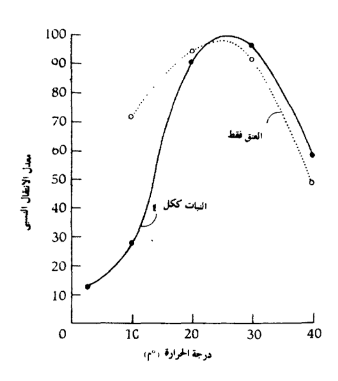
درجة الحرارة Temperature

إذا تغيرت درجة الحرارة المحيطة بالنبات – وقدرنا الزيادة أو النقص فى الوزن الجاف لأعضاء النبات المختلفة ، فإننا نحصل على قياسات غير مباشرة لمعدلات الانتقال ، وبنيت هذه الطريقة على أساس أن الوزن الجاف لعضو ما يعكس معدل انتقال الذائبات إلى هذا العضو . وباستخدام الطريقة السابقة استنتج كل من هيويت وكورتس Hewitt & (33) Curtis أن درجة الحرارة المثلى للانتقال فى نبات الفاصوليا تقع ما بين ٢٠ – ٣٠° م .

ويجب أن نتذكر أنه بتعريض النبات لمجال حرارى محدد فإن جميع عمليات الأيض المختلفة تتأثر بهذه الحرارة ، لذلك لا نستطيع أن نحصل على الصورة الحقيقية لتأثير الحرارة على معدل الانتقال فى حد ذاته . وحاول كل من إسوانسون و بوهننج (61) Swanson & Böhninig حل هذه المشكلة وذلك باستخدام معاملات الحرارة الموضعية (Localized temperature treatments) وفى هذه التجربة نُمِّىَ نبات الفاصوليا على درجة حرارة ٢٠° م ± ١ ووضع عنق إحدى الأوراق داخل اسطوانة حرارية معزولة ومغلقة (temperature - jacket) . بينما غمس النصل فى محلول سكروز ، ووضع النبات كله داخل خزانة (كابينة) مظلمة حيث حفظت درجة الحرارة ثابتة ٢٠° م ± ١ ، وهكذا فإن النبات ككل يكون معرضاً لدرجة حرارة ثابتة واحدة – باستثناء عنق الورقة – وبعد مرور ١٣٥ ساعة من المعاملة أخذت الزيادة فى طول الساق كمقياس لمعدل انتقال السكروز خلال العنق إلى الساق (لاحظ شكل ١٥ – ٨) .

وتوافقت النتائج فى هذه التجربة مع نتائج (Hewitt & Curtis بدرجة كبيرة ، والتى عُرض فيها النبات ككل لتغيرات فى درجة الحرارة . والنقطة المهمة التى أظهرتها تجارب Swanson & Böhning هى أن انتقال الذائبات تتأثر بدرجة الحرارة بطريقة مشابهة للعمليات الفسيولوجية الأخرى ، أى أن معدل الانتقال يزداد بزيادة درجة الحراة حتى يصل إلى الحد الأقصى ثم ينقص المعدل بعد ذلك بسبب التأثيرات الضارة للحرارة المرتفعة.

وحديثاً أمكننا الحصول على معدل انتقال السكرات الموسومة تحت تأثير درجات

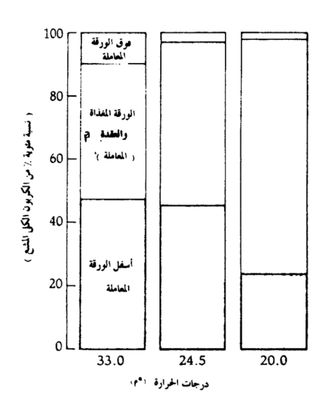


شكل ١٥ – ٨ تأثير درجة الحرارة على معدل انتقال الكربوهيدرات فى عنق ورقة واحدة – وفى النبات ككل(غمس النصل فى محلول سكروز) .

عن **C.A. Swanson and R.H. Bohning. 1951. Plant Physiol. 26:557 and S.P. Hewitt and O.F. Curtis. 1948. Am. J. Bot. 35:746.**

الحرارة المختلفة ، عندما غذيت نباتات قصب السكر (sugar cane) بغاز $^{14}CO_2$ إزداد معدل الانتقال بزيادة درجة الحرارة ، وعندما عرضت النباتات لدرجات حرارة مقدارها ٢٠ ، ٢٤,٥ ، ٣٣°م كان معدل الانتقال كالآتى : ٨٤ سم/ ساعة ، ٩٣,٦ سم/ ساعة ، ١٢٠ سم/ ساعة (29) ويوضح شكل (١٥ – ٩) توزيع النشاط الإشعاعى بعد ٩٠ دقيقة من تعريض النبات لغاز $^{14}CO_2$ على درجات الحرارة السابق ذكرها .

وتؤثر درجة حرارة الجذور على اتجاه الانتقال أى إلى أعلى أو أسفل الورقة المعاملة **بغاز $^{14}CO_2$ ولقد وجد هارت Hartt (29) أن حفظ درجة حرارة الجذور عالية عن درجة حرارة السوق يزيد من معدل الانتقال إلى الجذور ويقلله إلى السوق (القمة) – وعندما**

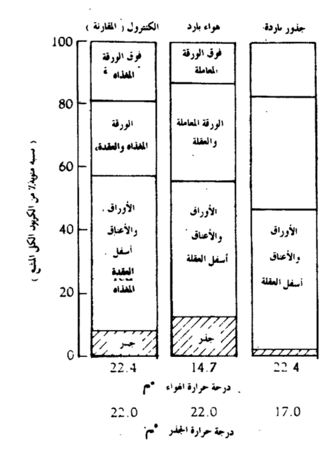


شكل ١٥ – ٩ تأثير درجة الحراة على توزيع ^{14}C فى نبات قصب السكر – بعد ٩٠ دقيقة من تعريض ورقة واحدة لغاز $^{14}CO_2$.

عن : **C.E. Hartt. 1965. Plant Physiol. 40:74.**

عكس الوضع أى كانت درجة حرارة السوق أعلى من درجة حرارة الجذور زاد معدل الانتقال إلى القمة ونقص معدل الانتقال إلى الجذور . ونستطيع أن نستنتج من شكل (١٥ – ١٠) أن جذور وقمم نباتات قصب السكر تشكل أماكن سحب أو جذب (بالوعات) للسكرات الموسومة ^{14}C - Sugars والمنقولة من الورقة المعاملة .

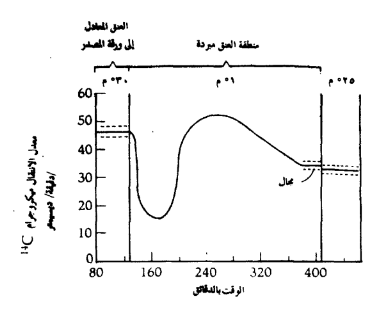
ويزيد معدل تنفس هذه الأعضاء النباتية بزيادة درجة الحرارة . لهذا فإن زيادة حرارة الجذر عن حرارة الساق تؤدى إلى زيادة معدل الانتقال إلى أسفل ، كذلك يزداد معدل الانتقال إلى أعلى (القمة) إذا ازدادت حرارة السوق عن حرارة الجذور . وتؤثر درجة الحرارة على العمليات الأيضية المسئولة عن إفراز السكرات فى الأنابيب الغربالية عند الأنسجة المصدرة (أنسجة الإمداد) وإفرازها من الأنابيب الغربالية عند أماكن السحب أو الجذب عند البالوعة أو أنسجة الاستقبال ، لهذا تتحكم درجة الحرارة فى معدل الانتقال كما أثبتت التجارب فى قصب السكر (23, 63) . وإذا بردت أماكن السحب أو



شكل ١٥ - ١٠ توزيع الكربون المشع ^{14}C بعد ستة أيام من المعاملة - ويوضح الشكل تأثير درجة حرارة كل من الجذر والساق على معدل الانتقال - لاحظ عندما حفظت الجذور على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة السوق . زاد معدل الانتقال إلى الجذور ونقص المعدل إلى القمة وعندما حفظت الجذور على درجة حرارة أقل من السوق نقص معدل الانتقال إلى الجذور ولكنه زاد إلى القمة .

عن : C.E. Hartt. 1965. Plant Physiol. 40:74.

البالوعات على درجة حرارة ١°م فإننا نلاحظ إنحدار وسقوط واضح فى معدل الانتقال للمواد الضوءتخليقية الموسومة إلى معدل ثابت جديد تصل قيمته إلى حوالى ٣٥ - ٤٥٪ من المعدل الأصلى السابق قبل التبريد (23) ، فإذا أوقف التبريد فإن المعدل السابق يسترد أو يستعاد . وترجع حالة الثبات فى معدل الانتقال فى حالة استخدام درجة الحرارة المنخفضة لأماكن البالوعات (Sinks) - على الأرجح إلى الإفراز النشط لنواتج التمثيل الضوئى - فى الأنابيب الغربالية - من الورقة المعاملة والتى تكون فى درجة حرارة غير مثبطة لعملية الإفراز . ونحصل على نتائج مختلفة لنفس النبات وذلك إذا استخدمنا درجات حرارة منخفضة (من ١ - ٢٥°م) لمناطق أخرى خلاف المصدر والبالوعة (الورقة المعاملة وأماكن الجذب أو السحب) - مثل أعناق الأوراق (63) .



شكل ١٥ – ١١: معدل عملية الانتقال خلال فترة ٤٠٠ دقيقة – وقد حسب المعدل على أساس تراكم الكربون المشع فى البالوعة ككل (جميع الأجزاء النباتية البعيدة عن المنطقة الباردة) لكل دقيقة لكل ديسيمتر من السطح الورق المعادل . حدد وقت الصفر من بداية المعاملة بغاز $^{14}CO_2$. بردت منطقة العنق إلى درجة ١° م – ٢° م من ١٣٠ دقيقة حتى ٤١٠ دقيقة بعد المعاملة .

عن : **C.A. Swanson and D.R. Geiger. 1967. Plant Physiol.**

فإذا بردت منطقة قدرها ٢ سم من عنق الورقة إلى درجة ١° م بينما ظل باقى النبات على درجة حرارة قدرها ٣٠° م فإننا نلاحظ انحدار سريع لمعدل انتقال النواتج الضوء تخليقية الموسومة ^{14}C - Photosynthate ، ولكن فى فترة مناسبة – يحدث تكيف حرارى (Thermal adaptation) – ويحدث استرداد للمعدل الأصلى ، وفى هذه الحالة فإن إعادة تدفئة العنق الورقى إلى درجة حرارة ٢٥° م يكون تأثيره بسيطاً على معدل الانتقال (لاحظ شكل ١٥ – ١١) .

ونبات بنجر السكر (sugar beet) له المقدرة على تكييف نظام النقل اللحائى الخاص به لدرجات الحرارة الباردة – لذلك يوصف بأنه « نبات مقاوم للبرودة » (chilling- tolerant plant) أما نبات الفاصوليا والذى يحدث به تثبيط واضح لنظام النقل اللحائى فى حالة البرودة (من ١ – ٢° م) يوصف بأنه نبات حساس للبرودة chilling- sensitive plant ، وتوجد أدلة على أن تبريد هذه النباتات الحساسة للبرودة يثبط النقل اللحائى عن طريق الانسداد الميكانيكى للصفائح الغربالية وليس بسبب التثبيط المباشر لإحدى العمليات الحيوية التى تتحكم فى الانتقال (24) .

وقد لاحظ الباحثون حالة مشابهة فى حالة نباتات القطن المعرضة لدرجات الحرارة المرتفعة . فقد لاحظوا تكوين سدادات الكالوز (callose) فى عناصر الأنابيب الغربالية عند تعرض نباتات القطن لدرجة حرارة أعلى من ٤٠ ٥م لمدة ١٥ دقيقة فقط (40, 56) وبذلك تسبب درجة الحرارة المرتفعة نقص معدل الانتقال عن طريق تكوين الكالوز الذى يسبب ضيق (قِمْط/ تقليص) ثقوب الصفيحة الغربالية ، ولقد وجد أنه يمكن استرداد المستوى العادى أو الطبيعى من معدل الانتقال فى خلال ست ساعات بعد إعادة النباتات إلى درجة الحرارة الملائمة (41) .

الضـــــوء Light

كما سنرى فيما بعد فى فصل لاحق أن معدل تمثيل CO_2 يزيد بزيادة شدة الضوء ، كذلك تزيد نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف كلما زادت شدة الإضاءة ، وهذا يدل على آن معدل الانتقال إلى الجذر يزيد عن معدل الانتقال إلى الساق فى حالة زيادة شدة الضوء لاحظ جدول (١٥ – ٤) .

جدول ١٥ – ٤ : يوضح زيادة نسبة الجذر المجموع الخضرى مقدرة بالوزن الجاف لنبات القمح – بزيادة شدة الإضاءة .

نسبة جذر المجموع الخضرى	شدة الضوء (قدم/شمعة)
0.14	200
0.17	500
0.27	1000
0.32	1750
0.32	2500
0.43	5000

عن : **Data of D.J.C. Friend, V.A. Helson, and J.E. Fisher, as reported by C.D. Nelson, 1963. Environmental Control of Plant Growth. New York: Academic Press.**

وأدت دراسات نيلسون وجرهام Nelson & Garaham (50) عن معدل انتقال نواتج الأيض الموسومة – تحت ظروف الضوء والظلام إلى نتائج مهمة – فقد سمحا لنباتين من

نباتات فول الصويا عمر كل منهما ثلاثين يوماً . أن يقوما بعملية التمثيل الضوئى فى وجود $^{14}CO_2$ لمدة خمس عشرة دقيقة ، بعد ذلك سمح لنبات واحد أن يمكث فى الضوء لمدة إضافية قدرها ثلاث ساعات – بينما وضع النبات الثانى فى الظلام لمدة ثلاث ساعات أيضاً ، ثم حللت أجزاء كلاً من النباتين ، وأظهرت النتائج حدوث انتقال فى حدود حوالى ٢٪ من الكمية الكلية للنشاط الإشعاعى إلى قمة الساق (stem tip) وانتقال فى حدود ٤,٤٪ إلى الجذور وذلك فى النباتات التى عرضت لثلاث ساعات إضاءة إضافية . بينما فى النباتات التى وضعت لفترة ثلاث ساعات فى الظلام حدث انتقال فى حدود ٠,٥٪ إلى قمة الساق وحدوث انتقال فى حدود ١٦,٥٪ إلى قمة الجذر ، ونستطيع أن نستنتج من هذه البيانات أن الظلام . يشجع الانتقال بدرجة كبيرة إلى الجذور عن الانتقال إلى السوق .

وأظهرت الدراسات أيضاً أن معدل الانتقال يتأثر بنوعية الضوء الساقط على النبات . فقد وجد هارت Hartt (30) أن معدل انتقال النواتج الضوء تخليقية الموسومة بالكربون ^{14}C يزداد فى أنصال أوراق قصب السكر المفصولة ، وذلك فى وجود الضوء الأحمر والضوء الأزرق .

ولقد دعمت نتائج هارت Hartt نوعاً ما وذلك باكتشاف أن الضوء الأحمر يزيد أيضاً من امتصاص السكروز الموسوم (^{14}C - Sucrose) فى ريشة (plumule) بادرات البسلة الشاحبة ظلامياً etiolated (25, 26) .

المثبطات الأيضية Metabolic Inhibitors

لقد أظهرت التجارب (28, 36, 64, 68) أن المثبطات الأيضية مثل 2,4 - dinitrophenol (DNP) (٢ ، ٤ – ثنائى النيتروفينول) ، الزرنيخيت arsenite ، آزيد azide ، أيودوخلات iodoacetate ، فلوريد fluoride ، سيانيد الهيدروجين hydrogen cyanide – تثبط انتقال المواد الكربوهيدراتية . ولا يعرف بالضبط ما إذا كان المثبط الأيضى يؤثر على أيض عناصر اللحاء الموصلة نفسها أم يؤثر على أيض الخلايا المصدرة للمواد الكربوهيدراتية والخلايا المستقبلة (البالوعات) . فقد يرحل المثبط الأيضى إلى خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل) فى الورقة حيث يثبط عملية انتقال النواتج الضوء تخليقية من خلية إلى أخرى وبذلك يثبط الانتقال إلى عناصر اللحاء الموصلة ، وقد يرحل المثبط الأيضى إلى خلايا أماكن الجذب أو السحب وهى البالوعات Sinks – حيث يعوق

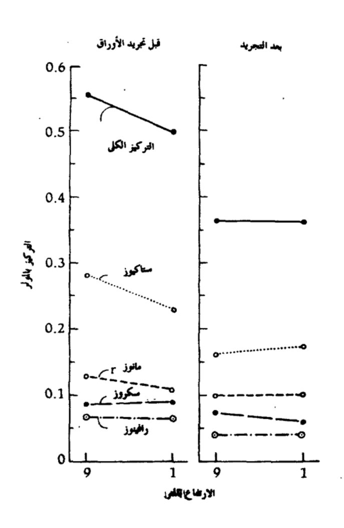
ترسيب وتخزين النواتج الأيضية المنتقلة ، وفى كلتا الحالتين فإن معدل الانتقال يثبط - ومن الجدير بالذكر أن سوانسون Swanson (60) ذكر فى استعراضه عن هذا الموضوع أن نتائج تجارب المثبطات الأيضية تدل على أن معدل الانتقال يرتبط بأيض الأنسجة المصدرة (أنسجة الإمداد) وأنسجة الاستقبال (البالوعات) أكثر مما يرتبط بأيض الخلايا الموصلة نفسها (الأنابيب الغربالية) . ودلت الأبحاث التى أجريت على بادرات فول الصويا (28) ، والخروع Caster bean (36) على أن مثبط داى نيتروفينول (DNP) يثبط الانتقال عن طريق تثبيط العمليات الأيضية المسئولة عن حركة النواتج الضوء تخليقية إلى داخل وخارج الأنابيب الغربالية ، ولا يؤثر المركب (DNP) على عملية الانتقال داخل الأنابيب الغربالية .

ولقد وجد كل من سيج وسوانسون Sij & Swanson (59) أن الانتقال اللحائى (phloem translocation) فى أنسجة عنق ورقة القرع العسلى Squash يتقدم بصورة طبيعية تحت الظروف اللاهوائية - بعد فترة تكيف قصيرة - ومرة ثانية تؤيد هذه التجارب الرأى القائل أن المثبطات مثل السيانيد cyanide لا تثبط الانتقال اللحائى نتيجة لتثبيطها لأيض العناصر الموصلة - بل تبدى المثبطات الأيضية أثرها بانتقالها إلى مناطق الإمداد أو أماكن الجذب أو السحب (البالوعات) أو مناطق الاستقبال حيث تثبط عمليات التمثيل الضوئى والتخزين والترسيب . لكن كورسانوف Kursanov (37) أكد على دور الأيض فى عملية الانتقال داخل اللحاء ، وبالأخذ فى الاعتبار نتائج هذه التجارب نستطيع أن نقول أن المثبطات الأيضية لها أثر ولو جزئياً على عملية الانتقال من خلال تأثيرها على أيض العناصر الموصلة نفسها .

منحدر تدرج التركيز Concentration Gradient

يعتقد العلماء ان اتجاه سريان السكر فى الأنابيب الغربالية يكون فى اتجاه تدرج تركيز السكرات الكلية - أى من المكان الأعلى تركيزاً إلى المكان الأقل تركيزاً فى السكر . وأظهرت الأبحاث المبكرة لكل من Mason & Maskell (42, 43) أن انتقال السكرات فى نبات القطن يسلك بنمطية الانتشار (diffusion) ، أى أن هناك علاقة بين معدل الانتقال وتدرج تركيز السكرات فى اللحاء ، ولقد وجد الباحثان أن اتجاه الانتقال يكون باستمرار من المنطقة ذات التركيز العالى إلى المنطقة ذات التركيز الأقل ، ووجدا كذلك أن نزع أوراق النبات (تجريده من الأوراق) defoliation يسبب اختفاء تدرج التركيز

بالسكرات – (لاحظ أيضاً استعراض ماسون وفيليس Mason & Phillis (44)). ولقد وجد زيمرمان Zimmermann (69, 70, 71, 72) إنحدار تدرجى . التركيز فى سيقان نباتات لسان العصفور الأبيض[1] white ash – يكون فى حدود ٠,٠١ مول/ متر ، ويكون هذا التدريج موجباً فى الاتجاه إلى أسفل داخل جزع الشجرة . وأظهرت كذلك تجارب هذا العالم على تجريد أوراق النبات (defoliation) توافقاً مع تجارب مانسون وماسكيل Manson & Maskell السابق ذكرها . ولقد وجد زيمرمان Zimmermann – أن تجريد النبات من الأوراق لإزالة الإمداد الكربوهيدراتى يسبب اختفاء تدرج تركيز السكرات فى الأنابيب الغربالية وعلى أى حال – فإن تدرج تركيز بعض السكريات فى هذه الحالة يكون سلبياً بدرجة بسيطة – لاحظ شكل (١٥ – ١٢)



شكل ١٥ – ١٢ : تدرج التركيز فى جذع شجرة الدروار (لسان العصفور Fraxinus americana) قبل وبعد نزع الأوراق يختفى تدرج التركيز بنزع الأوراق . بعض التدرج يصير سلبياً نوعاً ما .

عن : M.H. Zimmermann. 1958. Plant Physiol. 33:213.

---

(١) اسمه العلمى (Fraxinus americana L.) من عائلة Oleaceae وهو من أشجار الأخشاب الجيدة .

وسنناقش أهمية تدرج التركيز للسكرات فى اللحاء مع الجزء الخاص بآلية الانتقال .

نقص العناصر الغذائية Mineral Deficiencies

اختصت معظم الدراسات التى تناولت أثر العناصر الغذائية على الانتقال اللحائى بعنصر البورون – فقد وجد كل من جوخ ودوجر Gauch & Dugger (22) أن امتصاص وانتقال السكروز الموسوم بورقة الطماطم والفاصوليا المغموستين فى محلول من السكروز الموسوم ^{14}C - sucrose قد ازداد بدرجة واضحة نتيجة لإضافة عنصر البورون إلى المحلول السكرى . ويقترح هذان العالمان وجود مركب أو معقد ينشأ بين البورون والسكروز وهذا المركب يمر بسهولة من خلال الأغشية الخلوية بدرجة أكبر من مرور السكروز بمفرده . ومن الجدير بالذكر أن البورون يشجع انتقال منظمات النمو بدرجة كبيرة – مثل 2,4 - D إندول حمض الخليك (LAA) ، ٢ ، ٤ ، ٥ – تراى كلوروفينوكسى حمض الخليك (2,4,5-T) ونفثالين حمض الخليك (NAA) إذا استعملت مع السكروز (22) .

وبخلاف تأثيرات البورون فإننا نعرف القليل عن تأثير العناصر الغذائية على الانتقال داخل اللحاء ، وهل يؤثر نقص العنصر على عملية الانتقال داخل اللحاء فى حد ذاتها أم يؤثر عن طريق تحوير عمليات الأيض لأنسجة الإمداد supplying tissues وأنسجة الاستقبال receiving tissues – فهذا غير معروف .

الهرمونات Hormones

يرتبط وجود الهرمونات النباتية بمراكز النمو النشطة فى النبات ، وعلى الأقل فإن الهرمونات لها تأثير قوى غير مباشر على الانتقال اللحائى . وكما هو معروف فإن الهرمونات النباتية تشجع نمو الخلايا والأنسجة النباتية ، وهذا يتطلب إمداداً ونقلاً للنواتج الأيضية بدرجة كبيرة لمقابلة متطلبات النمو النباتية والطاقة .

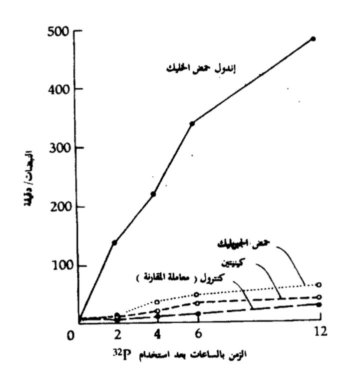
ويعتقد كثير من الباحثين أن أيض مراكز النمو (أى البالوعات) لها تأثير قوى على الانتقال اللحائى ، وبذلك تتحكم الهرمونات النباتية مثل السيتوكينين واندول حمض الخليك وحمض الجبريليك ولو جزئياً فى عملية الانتقال اللحائى .

والمعروف أن الكينيتين Kinetin (سيتوكينين صناعى) يؤثر على استقبال المركبات النيتروجينية الذائبة (47) . فمثلاً إذا نزعنا إحدى أوراق نبات الدخان Nicotiana rustica – يحدث انتقال للمركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق ، وبذلك لا تحدث عملية تجديد للبروتين فى النصل لذا يتحول إلى اللون الأصفر ، أما إذا رش النصل بالكينيتين فإنه يظل أخضر اللون بسبب عدم رحيل المركبات النيتروجينية الذائبة من النصل إلى العنق - زد على ذلك – إذا رش نصف النصل بالكينيتين – فإن المواد النيتروجينية الذائبة تنتقل من نصف النصل الغير مرشوش إلى النصف المرشوش ، وبعبارة أخرى فإن الكينيتين يشجع تراكم المركبات النيتروجينية الذائبة وسنناقش هذا الموضوع بالتفصيل فى الفصل العشرين .

وإذا قطعنا القمة النامية (decapitation) لنبات الفاصوليا والبسلة ، ووضعنا عجينة من اللانولين على سطح القطع فإننا نلاحظ تراكم قدر بسيط من الفوسفور المشع (^{32}p) أو السكروز الموسوم ^{14}C sucrose فى السلامية المفصولة القمة النامية (decapitated internode) عندما تضاف تلك المركبات المشعة إلى الجزء السفلى من الساق .

أما إذا وضعنا أندول حمض الخليك فى عجينة اللانولين يحدث تراكماً كبيراً لهذه المركبات الموسومة فى السلامية المفصولة القمة النامية(أى السلامية التى تحت عجينة اللانولين) (9, 22) . ومن الجدير بالذكر أن كلاً من الكينيتين وحمض الجبريليك يحدثان تأثيراً ضعيفاً فى مثل هذه الأحوال . لكن التأثير المشترك لكل من الكينيتين (IAA) أو الجبريلين (IAA) يكون مشجعاً بدرجة كبيرة وواضحة لعملية الانتقال داخل اللحاء ، ويوضح شكل (١٥ – ١٣) تراكم الفوسفور المشع فى السلامية مفصولة القمة كنتيجة لاستخدام الهرمونات النباتية .

وقد تحصل كل من نيلسون وكروتوف Nelson & Krotov (32) على نتائج مشابهة بدرجة ما مع نبات فول الصويا (soybean) . فعندما أزال هذان العالمان المرستيم القمى للنبات ، ووضعا بدلاً منه محلول مائى من أندول حمض الخليك مع حمض الجبريليك ، ثم عرضا ورقة واحدة من النبات لغاز $^{14}CO_2$ لمدة ثلاثين دقيقة ، ثم قدرا توزيع الكربون المشع فى أجزاء النبات المختلفة واتضح من هذه التقديرات أن كلاً من الهرمونين سبب زيادة فى الكمية الكلية للنواتج الضوء تخليقية المحتوية على الكربون المشع ^{14}c- photosynthate المنقولة ، كذلك زاد معدل الانتقال .



شكل ١٥ - ١٣ يوضح تراكم الفوسفور المشع ^{32}P خلال فترة ١٢ ساعة فى سلاميات الفاصوليا المفصولة القمة والاستجابة المترتبة على استخدام إندول حمض الخليك ، الكينيتين ، حمض الجبريلليك .

عن : **A.K. Seth and P.F. Wareing. 1967. J. Exp. Bot. 18:65.**

كذلك إذا عوملت جذور كرمة العنب (grapevine roots) بمركب البنزيل أدينين (benzyl adenine) (BA) - يترتب على هذه المعاملة زيادة واضحة فى كمية النواتج الضوءتخليقية الموسومة المنقولة إلى الجذور - بعد معاملة الأوراق بغاز $^{14}CO_2$ (57) - فضلاً عن ذلك فإن كمية الأحماض الأمينية الموسومة المنقولة إلى الجذور قد زادت أيضاً ، وأدت هذه النتائج إلى اقتراح أن السيتوكينين له تأثير مشجع واضح على حركة وانتقال العديد من المواد المختلفة فى النبات .

آليات (ميكانيكيات) النقل اللحائى Mechanisms of Phloem Transport

تقدم العديد من الباحثين بنظريات عدة لتفسير كيفية انتقال نواتج التمثيل الضوئى فى اللحاء . وإحدى هذه النظريات القديمة والمستبعدة الآن تقول أن انتقال المواد يكون نتيجة لحركة الانسياب البروتوبلازمى protoplasmic streaming ، وكون هذه النظرية العالم دى فرى

فى عام ١٨٥٥ م (de Vries) . ويقول دى فرى أن دقائق الذائبات تكون ممسوكة فى السيتوبلازم الدوَّار الخاص بعناصر الأنابيب الغربالية ، وبذلك تحمل الذائبات من أحد أطراف الخلية إلى الطرف الآخر ، وتمر هذه الدقائق من خلال الصفائح الغربالية عن طريق الانتشار داخل الأشرطة السيتوبلازمية الرابطة للعناصر الغربالية .

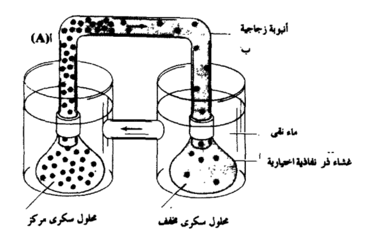
ولقد اتضح بعد ذلك أن نظرية الانسياب البروتوبلازمى لا تستطيع أن تعلل لنا الكثير من معلوماتنا الحاضرة عن النقل اللحائى .

ويعتبر الانتقال من المصدر إلى المصب أو البالوعة Source- sink translocation أحسن تفسير وذلك عن طريق ربط النقل النشط لدخول وخروج النواتج الضوء تخليقية فى اللحاء مع ميكانيكية الانسياب الغضطى .

نظرية الانسياب الضغطى (الكتلى) لمنخ Münsh Pressure Flow Hypothesis

شرح منخ الأسس الفسيولوجية لنظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى فى عام ١٩٣٠ (48) – ويعتقد منخ أن هناك انحدار تدرج ضغط الامتلاء (turgor pressure gradient) بين أنسجة الإمداد (المصْدَرْ) supplying tissues وأنسجة الأستقبال receiving tissues (sink) – أو المصب أو البالوعة .

وتبعاً لهذه النظرية فإن النواتج الأيضية (metabolites) تنتقل سلبياً فى الاتجاه الموجب لتدرج التركيز – أى بعبارة أخرى (فى داخل نظام الانسياب الضغطى) – يوجد أنسياب للذائبات والماء فى اتجاه واحد (unidirection) داخل الأنابيب الغربالية ، وهذا الانسياب يكون تبعاً لانحدار تدرج الضغط الامتلائى (torgor pressure gradient) – ويوضح شكل (١٥ – ١٤) نظاماًميكانيكياً مادياً لنظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى – فى هذا النظام فإن كلاً من أ ، ب يمثل أزموميتر osmometer ينفذ الماء فقط (أى شبه منفذ) ، ويحتوى أزموميتر (أ) على محلول مركز بالنسبة لأزموميتر (ب) ، وكلاهما مغموران فى ماء مقطر ويتصل الوعاءان الخاصان بأزموميتر (أ) ، (ب) بقناة (channel) تعطى قليلاً من المقاومة لانسياب الذائبات والماء . وبما أن هـذا النظام نظام مغلـق والأغشية الخاصة بالأزموميترات أغشية شبه منفذة أى لها صفة النفاذية الاختيارية



شكل ١٥ - ١٤: نظام ميكانيكى يوضح نظرية منخ للأنسياب الضغطى أو الكتلى - وفى هذا النظام ينساب الماء إلى المحلول السكرى المركز (أ) فيولد ضغطاً يسبب سريان المحلول السكرى المركز إلى الجانب الآخر (ب) ويستمر السريان حتى يحدث الاتزان أو يتساوى جهد الماء فى القسمين.

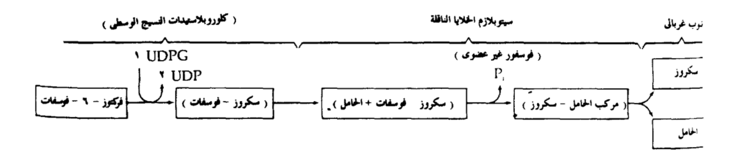
أو الانتخابية (semipermeable or differential permeability) وبذلك يدخل الماء إلى كل من (أ) ، (ب) ويولد ضغطاً امتلائياً - ويولد أزموميتر (أ) ضغطاً إمتلائياً أعلى من الضغط الإمتلائى لأزموميتر (ب) لأنه يحتوى على محلول سكرى مركز وينتقل هذا الضغط إلى بقية النظام من خلال القناة الموصلة بين الوعائين ، وبذلك يتولد نظام دوار أو دائرى ، وينساب الماء من (أ) إلى (ب) حاملاً معه الذائبات (انتقال سلبى) - وكذلك ينساب الماء من (ب) بسبب الضغط المتولد ، ويعود للدوران عن طريق القناة التى بين الوعائين - وفى هذا النظام يعتبر (أ) هو أزموميتر الإمداد أما (ب) فهو أزموميتر الاستقبال - وإذا طُبق هذا النظام على النبات فإن (أ) يمثل المَصْدَرْ أو أنسجة الإمداد ويمثل (ب) أنسجة الإستقبال (المصب أو البالوعة) ، وتمثل القناة التى بين الوعائين - الأوعية الناقلة وهى اللحاء والخشب - وبهذه الطريقة يتضح لنا كيف تنتقل السكرات لمسافات طويلة خلال الأنابيب الغربالية .

ويرى سوانسون Swanson (60) أن حركة السكرات من الخلايا الكلورانشيمية للورقة إلى الأنابيب الغربالية ربما تحدث ضد تدرج التركيز - أى أن حركة الذائبات من خلية إلى أخرى داخل نسيج الورقة والتفريغ (الصرف) النهائى لهذه الذائبات فى عناصر الأنابيب الغربالية يمكن اعتبارها عملية نشطة (active process) أى تحتاج إلى طاقة .

ويعتقد بعض الباحثين أن فوسفات السكر (sugar phosphates) ونظام حامل نشط (active carrier system) ربما يكونان مشتركين فى هذه العملية .

وأظهرت الأبحاث والتحليلات أن أوراق نبات بنجر السكر تحتوى على كميات كبيرة من فوسفات السكر (8) وأن جزىء ATP يشجع حركة أيونات الفوسفات من النسيج الوسطى للورقة إلى اللحاء (38) ، وهذان المدلولان يؤديان إلى اقتراح أن فسفرة السكرات **phosphorylation** of sugars تعتبر عاملاً مهماً فى نقل هذه السكرات عبر أغشية الخلية .

وقد تسهل (facilitate) عملية الفسفرة نقل السكروز عبر الأغشية – أو ربما تنشط عملية الفسفرة جزىء السكروز وبذلك تمكنه من الارتباط مع حامل ما لتكوين مركب أو معقد يمكن جزىء السكروز من المرور بسهولة عبر الأغشية الخلوية (37) ويوضح شكل (١٥ – ١٥) الممر أو المسلك المحتمل لنقل السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية .



شكل ١٥ – ١٥: الطريق المحتمل أن يسلكه السكروز من الكلوروبلاستيدات إلى عناصر الأنابيب الغربالية [(١) يوريدين ثنائى الفوسفات – جلوكوز ، (٢) يوريدين ثنائى الفوسفات] .

ويعتقد الباحثون أيضاً أن امتصاص السكرات فى الأنسجة المستقبلة (البالوعات) يتم عن طريق عملية نشطة أيضاً . وتفسر نظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى انسياب النواتج الأيضية فى اتجاه واحد (unidirectional flow) ولكن هذه النظرية تقر وتعترف بوجود الحركة ذات الاتجاهين فى النبات ، ولكن هذه الحركة ذات الاتجاهين لا يمكن أن تحدث فى نفس الأنبوب اللحائى ، وذلك داخل حدود توضيحات وتفسيرات نظرية

الانسياب الضغطى أو الكتلى . ويقترح كرافتس Crafts (10, 11) أن الأوراق والتى تعتبر أنسجة الإمداد تستطيع أن تخدم بالوعتين إحداهما جهة قمة الساق والأخرى جهة الجذر أو بعبارة أخرى أن النواتج الأيضية ترحل من الأوراق فى أنابيب لحائية منفصلة ومستقلة أى أن الحركة ذات الاتجاهين تحدث فى أوعية لحائية منفصلة ومستقلة وتكون تحت تأثير الانسياب الكتلى أو الضغطى .

وأظهرت الدراسات التى تمت على النقل اللحائى تدعيماً كبيراً لنظرية الانسياب الضغطى . فقد أظهرت الدراسات وجود تدرج التركيز الموجب فى سيقان العديد من النباتات (42, 43, 68, 71, 72) – واختفاء هذا التدرج الموجب نتيجة لتجريد النبات من أوراقه . يُدعم أيضاً النظرية وكذلك حدوث النز أو النضح اللحائى (phloem exudate) عند حز السيقان يُدعم النظرية ، ويخرج هذا السائل الناضح سريعاً فى أول الأمر وبعد ذلك يكون بمعدل شبه ثابت ، وهذا يدل فى الحقيقة أن عناصر الأنابيب الغربالية تكون تحت ضغط ما ، وعندما نستعرض الأدلة المؤيدة والمعارضة لنظرية الانسياب الضغطى كما صاغها أصلاً منخ – فإنه بالإمكان معارضتها والإتجاه السائد الآن أن هذه النظرية تنطبق على سريان الذائبات داخل أنابيب اللحاء فقط ولكن يحتاج امتصاص الأنابيب الغربالية للسكرات وكذلك امتصاص الأنسجة المخزنة لهذه السكرات يحتاج إلى طاقة وهى عملية نشطة .

تحميل (شحن) وتفريغ اللحاء Phloem Loading and Unloading

فى حركة نواتج التمثيل الضوئى داخل النبات تفرز هذه النواتج أولاً داخل اللحاء على حساب الطاقة (ATP) . أى تكون عملية نشطة ، وتسمى هذه العملية شحن أو تحميل اللحاء ، وتدخل هذه الذائبات الخلايا المرافقة ثم تمر إلى داخل الأنابيب الغربالية عن طريق الأشرطة السيتوبلازمية على الأرجح ، ويؤدى تراكم السكرات فى الأنابيب الغربالية إلى جعل جهد الماء سلبياً(يزداد تركيز الذائبات) ، وهذا يسهل جذب الماء من الخلايا المجاورة وكذلك يجذب الماء من تيار النتح نتيجة للأزموزية ، وبذلك يتولد ضغط الامتلاء وتتحرك الذائبات إلى الأنسجة المستقبلة (البالوعات) مثل الجذور ، المرستيمات ، الأوراق الحديثة النامية والثمار . وفى هذه الأنسجة المستقبلة ينساب السكر خارجاً من الأنابيب الغربالية بعملية نشطة على حساب الطاقة الأيضية للخلايا المرافقة وتسمى هذه العملية بتفريغ اللحاء . وتسبب إزالة الذائبات النشطة أزموزياً أن يصبح جهد الماء أقل فى قيمته السلبية

داخل قنوات اللحاء وهذا يولد تدرجاً فى صالح انتشار الماء خارجاً من الأنسجة المستقبلة (البالوعات) عائداً إلى تيار النتح .

ونود أن نؤكد على النقاط التالية بالنسبة لنظرية الانسياب الضغطى أو الكتلى :

١ – تفسر هذه النظرية حركة الذائبات داخل الأنابيب الغربالية على طول خط تدرج الضغط الامتلائى من المصدر إلى البالوعة (من أنسجة الإمداد إلى أنسجة الاستقبال) .

٢ – يتم شحن وتفريغ اللحاء بعملية نشطة تحتاج إلى طاقة .

تمد الخلايا المرافقة أو الخلايا البرانشيمية المجاورة للأنبوب الغربالى – الأنبوب الغربالى بالطاقة اللازمة لشحن وتفريغ اللحاء – ولا تشترك الأنابيب الغربالية نفسها فى عملية النقل النشط للشحن أو التفريغ .

الأسئلة :

١٥ - ١ أذكر واوصف وظائف الأنواع المختلفة من الخلايا الموجودة فى نسيج اللحاء لساق ذوات الفلقتين ؟

١٥ - ٢ حدد معنى المصطلحات الآتية :
تيار نواتج التمثيل assimilate stream ، البالوعة (المصب) sink ، المضخات الأيضية metabolic pumpes ، مصدر نواتج التمثيل assimilate source .

١٥ - ٣ ما هى وظيفة (بروتين - ب) P- protein ؟

١٥ - ٤ ناقش أنواع المواد التى تنقل داخل اللحاء ؟ وهل الأملاح المعدنية تنقل داخل اللحاء ؟

١٥ - ٥ يُعتقد أن نسيج اللحاء يوصل الأملاح فى الاتجاه إلى أسفل هل هذا صحيح ؟ فسر ذلك ؟

١٥ - ٦ دون واشرح العوامل التى تؤثر على عملية الانتقال داخل اللحاء .

١٥ - ٧ إشرح دور البورون فى انتقال سكر السكروز ؟

١٥ - ٨ إشرح إحدى التوضيحات التى تفسر تأثير السيتوكينين فى تكوين أماكن الاستقبال (البالوعات) sinks فى النبات - (أماكن جذب النواتج الأيضية) ؟

١٥ - ٩ إشرح نظرية منخ للانسياب الضغطى ؟

١٥ - ١٠ إشرح الأحداث التى تحدث فى عملية انتقال السكروز من المصدر source إلى المصب أو البالوعة sinke فى نبات ما ؟

١٥ - ١١ كيف تنتقل المواد فى أحد أجزاء النبات الذى لا يحتوى على نسيج وعائى مكتمل التكوين ؟

قراءات مقترحة :

Anderson, W.P. 1973. The mechanism of phloem translocation. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 28:63–85.

Aronoff, S., J. Dainty, P.R. Gorham, L.M. Srivastava, and C.A. Swanson, eds. 1975. *Phloem Transport*. New York: Plenum Publishing.

Canny, M.J.P. 1973. *Phloem Translocation*. New York: Cambridge University Press.

Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants*. San Francisco: Freeman.

Cronshaw, J. 1981. Phloem structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:465–484.

Cronshaw, J., and K. Esau. 1968. P-protein in the phloem of *Cucurbita*. 1. The development of P-protein bodies. *J. Cell Biol.* 38:25–39.

Cronshaw, J., J. Gilder, and D. Stone. 1973. Fine structural studies of P-protein in *Cucurbita*, *Cucumis* and *Nicotiana*. *J. Ultrastruct. Res.* 45:192–205.

Eschrich, W. 1970. Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:193–214.

Evert, R.F. 1977. Phloem structure and histochemistry. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:199–222.

Evert, R.F., W. Eschrich, and W. Heyser. 1978. Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays L. Planta* 138:279–294.

Lüttge, U., and N. Higinbotham. 1979. *Transport in Plants*. New York: Springer-Verlag.

Moorby, J. 1977. Integration and regulation of translocation within the whole plant. *Symp. Soc. Exp. Bot.* 31:425–454.

Pate, J.S., and B.E.S. Gunning. 1972. Transfer cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:173–196.

Spanner, D.C. 1979. The electroosmotic theory of phloem transport: a final restatement. *Plant Cell Environ.* 2:107–121.

Zimmermann, M.H., and J.A. Milburn, eds. 1975. *Encyclopedia of Plant Physiology*, vol. 1. *Transport in Plants*. 1. *Phloem Transport* Berlin: Springer.

الفصل السادس عشر

التنفس والتحولات الداخلية الكيميائية

Respiration and Chemical Interconversions

صورة إلكترونية دقيقة لميتوكندرية منقسمة فى خلية قشرة جذر الفجل (Raphanus) radish

مهداة من : M.A. Hayat, Kean College of New Jersey.



يوجد اختلاف وتنوع كبير فى المواد الكيمائية المحتملة أن تشكل مصادر للطاقة – وإذا أدخلنا فى الاعتبار مثلاً العدد الهائل من المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية – فإننا نجد أن هذه المواد لا تشكل مصادراً لجهد الطاقة الكامنة أو المحتملة فقط لدفع العمليات الحيوية بل تعتبر أيضاً مواد البناء (building materials) لجسم النبات . وفى الواقع فإننا يمكن أن نلاحظ ، « وذلك على أسس التركيب العنصرى أو المادى » وجود قليل من التمييز أو الحدود بين العديد من المكونات التركيبية structural components لكائن ما وبين غذائه المحتمل . ومن ثم فإن أى مناقشات تختص بتحرير الطاقة من خلال التنفس يجب أن تأخذ فى الاعتبار التحولات الداخلية لهذه المركبات العضوية – وفى داخل التفاعلات الأيضية metabolic reactions تستقر ميكانيكية أو آلية ربط أو تخزين الطاقة أو كما يقال تخزينها داخل الجزيئات packaging into molecules – وكذلك استخدام واستغلال الطاقة فى التشييد البنائى لجسم النبات . وخلال عملية استغلال الطاقة تصان الأنسجة النباتية بفضل الاستخدام التفضيلى preferential utilization والتقسيم إلى فئات مستقلة compartmentalization للمواد الكيميو حيوية biochemical – وكذلك يصان تركيب النبات بسبب التحكم فى نشاط وبناء الإنزيمات .

وتمدنا المواد الكربوهيدراتية بالطاقة الميسورة والمخزنة available and stored energy – وهذه المواد الكربوهيدراتية لها الأولوية والأفضلية فى الاستخدام كخامات بادئة starting material ، وتأكسد الجلوكوز والمركبات المشابهة له يترتب عليه تحرر قدر كبير من الطاقة التى تُوسر (يتم انتقالها) فى مركب ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات) ، والمركبات الغنية بالطاقة وفى المرافق الإنزيمى المختزل NADH reduced coenzyme (NADPH)، ولا تتحرر الطاقة المخزنة فى جزىء الجلوكوز دفعة واحدة ، بل تحرر فى خطوات متسلسلة من التفاعلات التى تتحكم فيها الإنزيمات .

وبجانب الطاقة تنتج هذه التفاعلات مكونات لها أهمية كبيرة جداً وحيوية للتركيب الخلوى ، ويعتمد إنتاج هذه المكونات على عوامل مختلفة ، وفى هذا الفصل سنتعرض لسلسلة التفاعلات المختلفة أو ما يسمى بالمسالك أو الممرات الأيضية metabolic pathways التى تختص بتمثيل وبناء وتحطيم أو تكسير المواد الكيميو حيوية . كذلك سنتعرض للتحولات الداخلية interconversion فى تركيب المواد المُغِلة أو المنتجة للطاقة فى تنفس النباتات الحية .

علاقة أيض المواد الكربوهيدراتية بالنسبة للمركبات الأخرى

Relationship of Carbohydrate Metabolism to Other Compounds

تعتبر المواد الكربوهيدراتية ذات أهمية أيضية كبيرة للنبات – لأنها تُستخدم كمواد بادئة لإنتاج جزىء ATP والقوة الاختزالية reducing power فى صورة المرافق الإنزيمى، المختزل NADH أو NADPH – وتعرف سلسلة "تفاعلات الأكسدة –الاختزال[1] Oxidation- reduction reactions" المسئولة عن هذه العملية باسم عام إجمالى هو التنفس respiration ويمكن تلخيص هذه العملية بالمعادلة التالية :

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 38\ ADP + 38\ P_i \longrightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 38\ ATP$$

وأحد المظاهر المهمة جداً للتغيرات الجزيئية moleculer changes خلال عمليات الأيض، هو أن المواد الكربوهيدراتية لا تتحطم أو تتكسر فى العادة تكسيراً كاملاً ولكنها تستخدم كأصول precursors لبناء المواد الأخرى بجانب مسلك التنفس، وهذا يؤدى بطريق مباشر إلى بناء خامات الجدار الخلوى، الأحماض النووية، البروتينات، الدهون والهرمونات النباتية والصبغات .. الخ (لاحظ شكل ١٦ – ١) . والنقطة المهمة هنا هى أن تفاعلات البناء والتفاعلات المغلة أو المنتجة للطاقة فى عمليات الأيض توجد بينها وبين تفاعلات التحولات للمواد الكميوحيوية علاقة ديناميكية . ويوضح شكل (١٦ – ١) العلاقات العامة للعديد من المنتجات النباتية .

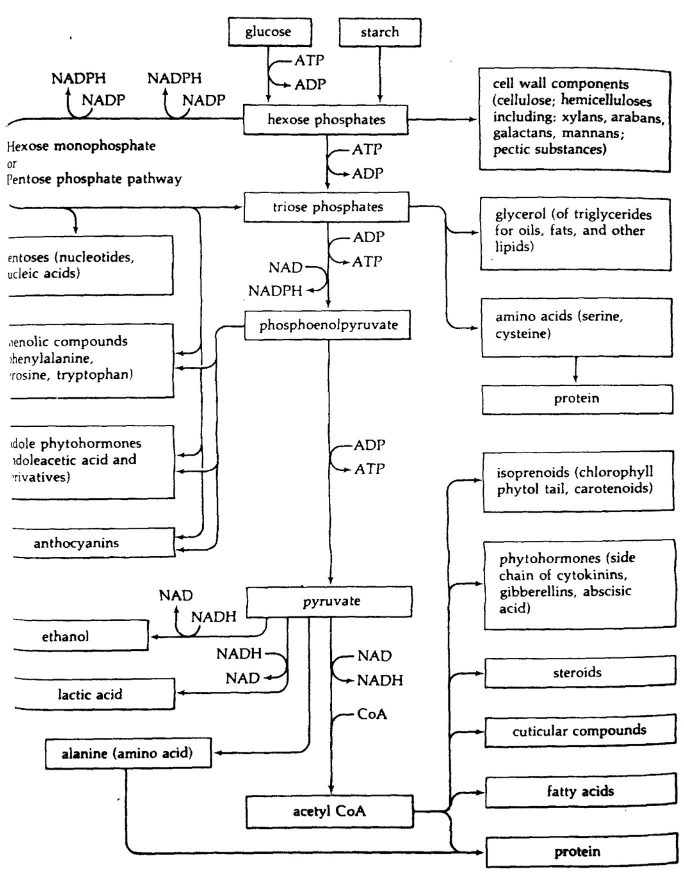
تحرر واستغلال (استخدام) الطاقة Energy Liberation and Utilization

تحدث جميع تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها داخل الخلية ومن الجدير بالذكر أن الطاقة الكامنة أو المخزنة فى المواد الكربوهيدراتية تستخدم لتسيير عمليات البناء للمركبات الأخرى مثل الليبيدات (الدهون) ، أى يحدث ربط بين تفاعلات إنتاج الطاقة وتفاعلات استهلاكها ، ولكن يجب أن نتذكر أن تفاعلات إنتاج الطاقة تحدث فى حالات عديدة من غياب أو عدم وجود تفاعلات استهلاك الطاقة ، والطاقة المتحررة فى مثل هذه الحالات تكون فى صورة حرارة ولابد أن يفقدها الكائن الحى ولقد منحت الطبيعة[2] الخلية بوسيلة مؤقتة لحفظ الطاقة وهى جزىء ATP أى أدينوزين

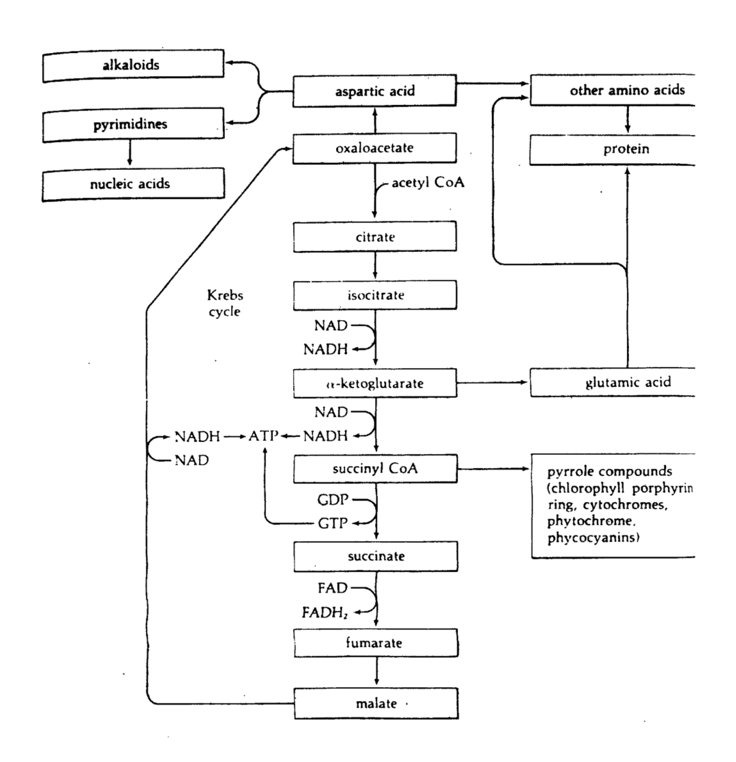
---

(١) من المعروف أنه لا توجد عملية أكسدة إلا ويصاحبها عملية اختزال

(٢) « بفضل الله سبحانه وتعالى »



شكل ١٦ - ١ : نظرة عامة لعلاقة المكونات الخلوية ومحصلة تفاعلات طاقة التنفس .



تابع شكل ١٦ – ١ : نظرة عامة لعلاقة المكونات الخلوية ومحصلة تفاعلات طاقة التنفس .

ثلاثى الفوسفات adenosine triphosphate أى أن الطاقة المتحررة نتيجة لأكسدة المواد الكربوهيدراتية والدهنية والبروتينية تستغل بسرعة فى تمثيل جزىء ATP من الفوسفور الغير عضوى (Pi) ,adenosine diphosphate ADP – أدينوزين. ثنائى الفوسفات ، وبذلك تستخدم الطاقة الكيمائية التى انتقلت إلى جزىء ATP لتسيير التفاعلات البنائية

وينتج جزىء ADP والفوسفور الغير عضوى (P_i) فى هذه الحالة .

ومما سبق يتضح وجود مركب وسيط intermediate compound هو جزىء أدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP الذى له المقدرة على استلام أو استقبال الطاقة من إحدى التفاعلات ونقل هذه الطاقة لتسيير تفاعل آخر ، ونقل الطاقة هذا يعتبر إحدى المميزات الواضحة للنظام الحى حيث أن جزىء ATP يتكون نتيجة لأكسدة العديد من المواد وممكن أن يستعمل لتسيير تفاعلات البناء للعديد من المركبات ، وبعبارة أخرى فإن أكسدة أحد المركبات مثل الجلوكوز يقدم الطاقة عن طريق جزىء ATP لبناء المكونات الخلوية cellular materials .

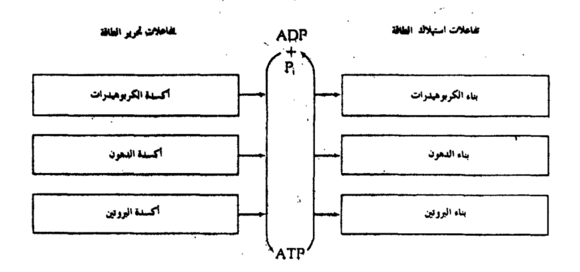
وعلى النقيض من محركات الاحتراق المصنعة والتى تفقد كمية كبيرة من الطاقة على هيئة حرارة ، فإن أكسدة المواد فى الخلية الحية يحدث مع فقد قدر بسيط فى الطاقة ويرجع هذا إلى نظام الخلية الكفء والفعال فى نقل الطاقة عن طريق وساطة جزىء ATP.[١] ويجب أن نفهم – أن الطاقة المخزنة فى أحد المكونات الحيوية قد تنقل مراراً ، بمعنى أنه فى داخل نظام ديناميكى (حركى) مثل الخلية الحية فإننا قد نجد الطاقة المخزنة فى الجلوكوز تنتقل مرة إلى جزىء ATP ومرة أخرى تخزن فى الروابط الكيمائية لجزىء البروتين مثلاً ، ويمثل شكل (١٦ – ٢) مخطط يوضح الطريقة الدائرية التى يبنى فيها جزىء ATP ويتحلل كوسيط بين تفاعلات تحرير الطاقة وتفاعلات استهلاكها .

ومنذ عام ١٩٤٠ م اتسعت معلوماتنا للغاية عن المسالك الأيضية للتنفس ، وأظهرت النتائج التى أسست على البحوث الكيموحيوية للكائنات الحية المختلفة أن هناك بعض الشك فى أن المظاهر الأساسية أو السمات الأساسية للتنفس تكون واحدة فى أغلب صور الحياة (فى أغلب الكائنات الحية) وهل تكون سلسلة خطوات أكسدة جزىء الجلوكوز فى خلية بسيطة من خلايا الخميرة هى نفسها خطوات أكسدة الجلوكوز فى احدى أوراق شجرة الصنوبر الجبّارة أو العملاقة (redwood tree) ، وفى الحقيقة توجد بعض الاختلافات ولكنها صغيرة وممكن استبعادها من الصورة العامة للتنفس كعملية أساسية للحياة .

ومن أهم ملامح التنفس هو انطلاق الطاقة القابلة للاستعمال وسنناقش بالتفصيل

---

(١) عند تحويل الطاقة من صورة إلى أخرى أو تحرير الطاقة الكامنة فى المركبات يحدث بها فقد فى صور متعددة والكفاءة التى يبنى عليها أى نظام للطاقة يتوقف على تقليل والتخلص من هذا الفقد .



شكل ١٦ - ٢ : ملخص يوضح دورة جزىء (ATP) كمركب وسيط لنقل الطاقة .

المسالك الأيضية metabolic pathways المختلفة التى تشارك فى تحرير هذه الطاقة . وفى مناقشاتنا ستستعمل الكلمات الآتية وهى الأكسدة oxidation والاختزال reduction ، والأكسدة تعنى إزالة الإلكترونات من المركب ، وهذه العملية ترافق وتلازم إزالة الهيدروجين فى الخلية الحية . أما الاختزال - فيدل على إضافة الإلكترونات لهذا المركب وتكون هذه العملية مرتبطة بإضافة الهيدروجين .

مسلك [إمبدين - مايرهوف - بارناس] ، الانحلال الجليكولى [إنشطار السكر » ، التخمر

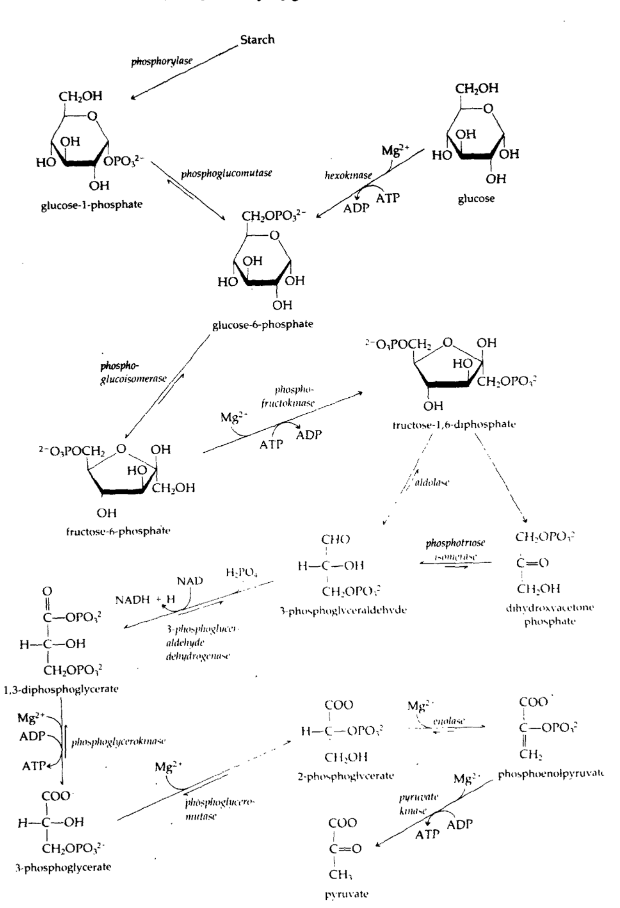
Embden—Myerhof—Parnas—Pathway, Glycolysis, Fermentation

تعتبر سلسلة التحلل الجليكولى أو المسلك الانشطارى للسكر glycolytic pathway هو أول سلسلة من التفاعلات الأيضية التى اتضحت وفهمت . ويعنى اصطلاح الانحلال الجليكولى أو المسلك الانشطارى للسكر جميع التفاعلات المتسلسلة والخاصة بتحلل جزىء الجلوكوز فى الأنسجة المختلفة والتى تنتهى بالكحول وغاز CO_2 وتنتهى بحمض اللاكتيك ، ويطلق اصطلاح التخمر Fermentation على إنتاج الكحول من السكرات السداسية (الهكسوزات) . وحيث أن إنتاج حمض اللاكتيك والكحول ليس من خصائص النباتات الراقية ، فإن حمض البيروفك Pyruvic acid (وهو الأصل الذى ينتج عنه كل من الكحول وحمض اللاكتيك) ، يعتبر الناتج النهائى end product

لمسلك الانحلال الجليكولى أو التفاعلات الانشطارية للسكر فى النباتات الراقية ، ويعرف كذلك المسلك من سكر الجلوكوز إلى إنتاج حمض البيروفك بمسلك امبدين – مايرهوف – بارنس – Embden- Myerhof- Parnas Pathway (EMP) – وسُمى كذلك لأن هؤلاء العلماء قد حققوا العديد من الإنزيمات والمركبات الوسيطة لهذا المسلك .

ويجب أن نلاحظ أن المركبات الوسيطة لهذا المسلك يشار إليها بأكثر من اصطلاح ، فمثلاً حمض البيروفيك Pyruvic acid (R- cooH) يمكن أن يكون فى الحالة المتأينة (R-coo ويسمى بيروفات pyruvate ، وينطبق هذا على الأحماض العضوية الأخرى فهى إما أن تكون فى حالة حمض أو فى حالة متأينة .

ويؤدى مسلك (EMP) إلى تحويل جزىء سكر الجلوكوز إلى جزئين من حمض البيروفيك (وهو مركب ثلاثى الكربون) – والانحلال الجليكولى أو مسلك (EMP) ليس تفاعلاً ذا خطوة واحدة ولكنه يتكون من سلسلة من التفاعلات المتقاربة والمتكاملة التى تؤدى فى النهاية لتكوين البيروفات ، ونقطة أخرى نود أن نؤكد عليها هو أن تفاعلات أو مسلك الانحلال الجليكولى تحدث فى السيتوبلازم ولا تحتاج إلى توفر O_2 ، وحتى نستطيع أن نستوعب تفاعلات الانحلال الجليكولى بطريقة أحسن فهماً فإننا نقسمها إلى مرحلتين كبيرتين هما : (١) إنتاج سكر الفركتوز ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات Fructose 1,6- diphosphate من سكر الجلوكوز . (٢) إنشطار سكر الفركتوز ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات إلى مركبين ثلاثيا الكربون ، وهذا يؤدى بعد ذلك إلى تكوين البيروفات (لاحظ شكل ١٦ – ٣) وتحدث ثلاثة تفاعلات تدرجية (متدرجة) ، وذلك لتحويل سكر الجلوكوز إلى سكر الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات . فتحدث أولاً عملية فسفرة لسكر الجلوكوز (هكسوز) فى وجود ATP وإنزيم الهكسوكينيز hexokinase ، وينتج عن هذا التفاعل تكوين سكر الجلوكوز – ٦ – فوسفات glucose -6- phosphate وجزىء ADP ، وأما التفاعل الثانى فيحفزه إنزيم الفسفوجلوكوزأيزوميريز (إنزيم من إنزيمات التشابه) phosphoglucoisomerase ويكون نتيجة هذا التفاعل تحويل سكر الجلوكوز – ٦ – فوسفات إلى سكر الفركتوز ٦ – فوسفات Fructose-6-phosphate ، أى أن هذا التفاعل يحول سكر الجلوكوز وهو سكر الدوز (الدهيدى) aldose sugar إلى سكر الفركتوز وهو سكر كيتونى Ketose sugar . وفى التفاعل الثالث تفسفر ذرة الكربون الأولى فى سكر الفركتوز ٦ – فسوفات فى وجود ATP وإنزيم فسفوفركتوكينيز phospho fructokinase وتكون النواتج



شكل ١٦ - ٣ : مخطط لمسلك التحلل الجليكولى أو مسلك EMP . لاحظ أن المقطع ate (اللاّحق) يدل على الصورة المتأينة من الجزىء مثلاً بيروفات = COO^- ، حمض البيروفيك = COOH

هى تكوين سكر الفركتوز ١ ، ٦ـ وثنائى الفوسفات ,fructose 1,6- diphosphate (ADP)
وبذلك تنتهى المرحلة الأولى من تفاعلات الانحلال الجليكولى .

وتشمل المرحلة الكبرى الثانية انشطار splitting سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى مركبين ثلاثيا الكربون وهما فسفوجليسرالدهيد phosphoglyceraldehyde ومركب فوسفات الأسيتون ثنائى الهيدروكسيل dihdroxyacetone phosphate ويحفز هذا التفاعل إنزيم الدوليز Aldolase - ويتحول هذين المركبين إلى بعضهما البعض interconvertible بعملية التشابه isomeration - التى يقوم بها إنزيم فسفو ترايوز أيزوميريز phosphotriose isomerase وهذا الإنزيم يحافظ على الإتزان بين هذين المركبين - فمثلاً إذا نضب مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد - فإن كميات إضافية منه تتكون عن طريق تحويل مركب فوسفات الأسيتون ثنائى الهيدروكسيل عن طريق تفاعل التشابه. والخطوة التالية فى مسلك الانحلال الجليكولى هو تحويل مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى مركب ١ ، ٣ - ثنائى فسفوجليسرات 1,3- diphosphoglycerate - ويتضمن هذا التفاعل إضافة الفوسفور الغير عضوى إلى ذرة الكربون الأولى فى مركب ٣ - فسفوجليسرالدهيد واختزال المرافق الإنزيمى NAD إلى NADH ، وهذا التفاعل يحفزه إنزيم فسفوجليسرالدهيد ديهيدروجينيز (phosphoglyraldehyde dehydrogenase) . لاحظ أن استمرار تحويل ٣ - فسفوجليسرالدهيد إلى المركبات الوسطية الأخرى فى المسلك يسبب نقصاً معنوياً فى مستواه . لذا للحفاظ على التوازن بين المركبين ثلاثيا الكربون فإن كميات مناسبة من فوسفات الأسيتون ثنائى الهيدروكسيل تتحول إلى ٣ - فسفوجليسرالدهيد .

وتعتبر خطوة استهلاك الفوسفور الغير عضوى عند أكسدة ٣ - فسفوجليسرالدهيد مهمة للنبات حيث أن هذه الفوسفات ستشترك فيما بعد فى تكوين جزىء ATP فى التفاعل التالى .

وفى وجود ADP وإنزيم فسفوجليسروكينيز phosphoglycero kinase يتحول مركب ١ ، ٣ - ثنائى الفسفو جليسرات 1,3- diphosphoglycerat إلى ٣ - فسفوجليسرات 3- phosphoglycerat ويتكون جزىء ATP . وتسمى عملية تكون مركب ATP عن طريق

---

(١) الاتزان يكون فى صالح الداى هيدروكسى أسيتون فسفات بنسبة ٩٧٪ إلى الفسفوجلسر الدهيد بنسبة ٣٪ تقريباً .

نقل مجموعة الفوسفات من أحد المركبات الوسطية لهذه السلسلة إلى جزىء ADP باسم الفسفرة على مستوى مادة التفاعل Substrate level phosphorylation وهى تمثل الطريق الأساسى لتكوين جزىء ATP من طاقة الروابط الكيميائية تحت الظروف اللاهوائية ، وتكون هذه العملية مهمة على وجه الخصوص لعمليات التخمر .

ويتحول ٣ – فسفوجليسرات الذى تكون فى التفاعل السابق إلى ٢ – فسفو جليسرات 2- phosphoglycerate عن طريق نشاط إنزيم فسفوجليسروميوتيز phosphoglyceromutase – وباستبعاد عناصر الماء dihydration من مركب ٢ – فسفوجليسرات فى وجود إنزيم إينوليز enolase – يتكون مركب فسفوإينول بيروفات phosphoenol pyruvate . بعد ذلك يتحول فسفو إينول بيروفات إلى البيروفات pyruvate. فى وجود إنزيم بيروفات كينيز pyruvate kinase وجزىء ADP ، وفى هذا التفاعل فإن شق حمض الفوسفوريك فى فسفوإينول بيروفات ينتقل إلى جزىء ADP ليتكون ATP ويعتبر هذا مثلاً ثانياً لعملية الفسفرة على مستوى مادة التفاعل السابق الإشارة إليها .

ويعتبر مسلك (EMP) والذى يسمى أحياناً بمسلك الهكسوز ثنائى الفوسفات hexose diphosphate pathway) المسلك الرئيسى والأساسى الذى يتحول فيه الجلوكوز أو المركبات الوسطية إلى البيروفات (حمض البيروفيك) ، ويتضمن هذا المسلك التحولات الداخلية للسكرات ونقل مجاميع الفوسفات والتحول النهائى لمركب واحد سداسى الكربون إلى مركبين ثلاثياً الكربون ، وهو كذلك مسلك لاهوائى anaerobic pathway يتكون فيه بعض جزيئات ATP ، NADH،ويكون تكوين ATP عن طريق الفسفرة على مستوى مادة التفاعل – ويمكن تلخيص مسلك EMP فى المعادلة الآتية :

$$1 \text{ glucose} + 4 \text{ ADP} + 2 \text{ ATP} + 2 \text{ P}_i + 2 \text{ NAD}$$
$$\downarrow$$
$$2 \text{ pyruvate} + 2 \text{ ADP} + 4 \text{ ATP} + 2 \text{ NADH}$$

ويكون التفاعل بعد وزنه كالآتى : *Balanced Reaction*

$$\textbf{1 glucose + 2 ADP + 2 P}_i \textbf{ + 2 NAD} \longrightarrow \textbf{2 pyruvate + 2 ATP + 2 NADH}$$

وفى المرحلة الأولى تحول الجلوكوز إلى الفركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات ولا يحدث كسب للطاقة ، وفى الواقع فقد استهلك جزيئان من ATP لكل فسفرة جزيئاً واحداً

من الجلوكوز . وعلى أى حال ففى المرحلة الثانية ، أى تحول سكر الفركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات إلى البيروفات . يتكون أربع جزيئات من ATP ، إثنان لكل ترايوز انشطر من الفركتوز ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات . فإذا أخذنا فى الاعتبار المسلك ككل بالكامل فإن تحول جزيئاً واحداً من الجلوكوز إلى جزيئين من البيروفات يعطى جزيئين من ATP كمحصلة نهائية وجزئين من NADPH ، وكما سنرى فيما بعد فإن إنتاج NADPH من تفاعلات الأكسدة والاختزال لمسلك الانحلال الجليكولى يعتبر ذا أهمية كبيرة للكائن الذى يتنفس لا هوائياً .

التخمر Fermentation

يمكن تمثيل التفاعل الكلى للتخمر كالآتى :

$$\underset{\text{glucose}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow 2\ \underset{\text{ethanol}}{CH_3{-}CH_2OH} + 2\ \underset{\text{carbon dioxide}}{CO_2}$$

أى أن جزىء واحد من الجلوكوز يتحول إلى جزيئين من كحول الإيثيل ويتصاعد جزيئان من غاز CO_2 ، والتخمر يتكون من سلسلة متتالية من التفاعلات تحدث فى غياب O_2 ، وفى الحقيقة توجد اختلافات بسيطة جداً بين خطوات التخمر وبين مسلك الانحلال الجليكولى ، ولكن أغلب المركبات الوسطية توجد فى كلا المسلكين ، وفى كلا المسلكين يتحول سكر الجلوكوز إلى حمض البيروفيك ، ولكن فى التخمر تتقدم التفاعلات خطوة أخرى إلى الأمام أى أن حمض البيروفيك يتحول إلى الإيثانول وغاز CO_2 أو إلى حمض اللاكتيك أو إلى أحد الأحماض العضوية الأخرى تبعاً لنوع الكائن الحى الدقيق ، لاحظ المعادلة :

$$\underset{\text{pyruvate}}{CH_3{-}\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}{-}COO^-} \xrightarrow{\;CO_2\;} \underset{\text{acetaldehyde}}{CH_3{-}CHO} \xrightleftharpoons[\;]{H^+ + NADH \;\; NAD^+} \underset{\text{ethanol}}{CH_3{-}CH_2OH}$$

والإنزيمان اللذان يحفزان هاتين الخطوتين هما إنزيم الكاربوكسيليز carboxylase وإنزيم الكحول ديهيدروجينيز alkohol dehydrogenase . ولا يحدث أى كسب لجزيئات ATP فى هاتين الخطوتين لذا فإن المكسب الصافى للتخمر يكون مساوياً للانحلال الجليكولى أى جزيئان من ATP لكل جزيئاً واحداً من الجلوكوز يتخمر .

ويجب أن نتذكر أن التخمر لا يشكل عملية طبيعية فى تنفس النباتات الراقية فهو يحدث فقط تحت ظروف خاصة ، لكنه يمثل الوسيلة الكبرى لإنتاج ATP فى العديد من الكائنات الدقيقة المختلفة والتى تُسمى كائنات لا هوائية anaerobes ، وهذه الكائنات لها المقدرة على الحياة وتكسير المركبات العضوية فى غياب O_2 ، وبعض هذه الكائنات تكون لا هوائية اضطرارية Obligate anaerobes ، أى تموت إذا تعرضت لكمية معينة من O_2 مثل بكتريا الكلوستيريدم (Chlostridium botulinum) والتى تسبب المرض القاتل المسمى botulism أى التسمم البوتشوليني أو التسمم السجقى أو المنبارى ، وهذا الميكروب ينتج سموماً toxins سامة للغاية للإنسان والحيوان تحت الظروف اللاهوائية . وتوجد كائنات دقيقة أخرى لا هوائية ولكن لا تعتمد على التخمر كمصدر للطاقة ، أى أنها تستغل الجزيئات الغير عضوية مثل النيترات (NO_3^-) والكبريتات (SO_4^-) كمستقبل للهيدروجين hydrogen acceptor بدلاً من O_2 .

وأحسن الكائنات التخمرية المعروفة هى فطرة الخميرة yeast ولقد عرف الإنسان إنتاج الكحول من تخمرات الخميرة منذ زمن طويل مضى ، ولكن لم يحدث تقدم حقيقى للتحليلات الكيموحيوية الخاصة بعملية التخمر إلا فى بداية القرن العشرين حيث وجد إخوان بوخنر Buchner brothers (١٨٩٧) إن التحضيرات الخلوية الحرة cell- free preparations (المستخلصات الخلوية الحرة) لها المقدرة على تخمير الجلوكوز (لاحظ الفصل العاشر من الإنزيمات)، وتعتبر الخميرة من الكائنات اللاهوائية اختيارياً facultative anaerobes أى لها المقدرة على أن تعيش فى وجود أو غياب O_2 .

وعلى الرغم من أننا قد ذكرنا فقط تكوين الكحول وغاز CO_2 كنواتج جانبية by- products لعملية التخمر ، لكن يجب أن نعرف أن هناك نواتج أخرى تنتج فى عملية التخمر . فمثلاً يكون حمض اللاكتيك Lactic acid ناتج جانبى فى تخمر سكر الجلوكوز ببكتيريا حمض اللاكتيك Lactic acid bacteria ، وتعرف هذه العملية جيداً بتأثيراتها على اللبن ، وفى هذا التخمر يتكون حمض اللاكتيك من حمض البيروفيك بدلاً من كحول الإيثايل ، ويحفز هذا التفاعل إنزيم ديهيدروجينيز حمض اللاكتيك Lactic acid dehydrogenase ، وهذا الإنزيم مهم للغاية فى تشخيص الأزمات القلبية فى الإنسان ، حيث أن عضلات القلب التالفة تفرز هذا الإنزيم فى تيار الدم :

وتحتوى نواتج التخمر سابقة الذكر مثل الإيثانول وحمض اللاكتيك على كمية كبيرة من الطاقة ، لكن لا يستطيع النبات أن يستفيد من هذه الطاقة الغير محررة وميسورة ،

وهذا يعتبر دليلاً على أن التنفس اللاهوائى anaerobic respiration عملية غير فعالة نسبياً . لاحظ المعادلة .

$$CH_3-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-COOH \xrightarrow{NADH + H^+ \;\rightarrow\; NAD^+} CH_3-\underset{\underset{\displaystyle H}{|}}{\overset{\overset{\displaystyle OH}{|}}{C}}-COOH$$

pyruvic acid — lactic acid

تكوين خلات المرافق الإنزيمى – أ (أستيل كوإنزيم أ)

Formation of Acetyl Coenzyme A

لقد عرفنا مما سبق أن عملية تكسير الكربوهيدرات تحت الظروف اللاهوائية تنتهى بإنتاج حمض البيروفيك من خلال مسلك (EMP) . أى أن البيروفات تمثل نهاية مسلك الانحلال الجليكولى ، فإذا توفر O_2 بدرجة كافية – تحدث لحمض البيروفيك عملية أكسدة ونزع مجموعة الكربوكسيل (نزع الكربوكسيل التأكسدى) oxidative decarboxylation ليعطى خلات المرافق الإنزيمى – أ acetyl coenzyme A ، وهذا التفاعل معقد جداً ، ويحتاج إلى توفر خمس عوامل أساسية على الأقل ومعقد من الإنزيمات حتى يحدث ، والخمس عوامل اللازم توافرها لنجاح تكوين خلات المرافق الإنزيمى – أ هى : بيروفوسفات الثيامين Thiamine pyrophosphate (TPP) وأيونات المغنسيوم ، NAD ، المرافق الإنزيمى – أ (Coenzyme A) (Co- A) وحمض الليبويك Lipoic acid .

ويقترح جونسالس Gunsalus (10) حدوث أربع خطوات لتكوين خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl Co A) من البيروفات – لاحظ شكل (١٦ – ٤) .

وتتضمن الخطوة الأولى تكوين معقد من البيروفات وبيروفوسفات الثيامين (TPP) ويعقب تكوين هذا المعقد نزع مجموعة الكربوكسيل من البيروفات .

وتتضمن الخطوة الثانية تفاعل مجموعة الاستالدهيد (acetaldehyde unit) المتبقية بعد نزع مجموعة الكربوكسيل مع العامل المساعد وهو حمض الليبويك Lipoic acid –

شكل ١٦ – ٤ : خطوات تكوين خلات المرافق الإنزيمى – أ من حمض البيروفيك .

ليتكون معقد خلات حمض الليبويك acetyl- lipoic acid complex وفى هذا التفاعل يختزل حمض الليبويك ويتأكسد الألدهيد إلى الحمض ، وهذا الحمض المتكون يرتبط

برابطة إستركبريتية (Thioester) مع حمض الليبويك . والخطوة الثالثة تتضمن تحرر مجموعة الخلات acetyl group من حمض الليبويك وتنتقل إلى المرافق الإنزيمى – أ (Co A) ويكون ناتج هذا التفاعل هو تكوين حمض الليبويك المختزل وخلات المرافق الإنزيمى – أ .

وتتضمن الخطوة النهائية إعادة تكوين regeneration حمض الليبويك المؤكسد – عن طريق انتقال الإلكترونات من حمض الليبويك المختزل إلى المرافق الإنزيمى NAD^+ – وهذه الخطوة مهمة لأنها تمد الدورة بحمض الليبويك المؤكسد وذلك حتى تتكون خلات المرافق الإنزيمى – أ من البيروفات . هذا بالإضافة إلى أن زوج الإلكترونات المنقول إلى NAD^+ ليختزل إلى $NADH + H^+$ والأخير يدخل فى النهاية نظام نقل الإلكترون electron transport system (سيناقش فيما بعد) ويترتب على ذلك تكوين ثلاثة جزيئات من ATP . ويمكن تلخيص الخطوات الأربع السابقة فى الآتى :

$$\text{pyruvate} + \text{CoA} + NAD^+ \longrightarrow \text{acetyl CoA} + CO_2 + NADH + H^+$$

وحيث أن بيروفوسفات الثيامين وحمض الليبويك عادا إلى حالتهما الأصلية خلال سلسلة التفاعلات ، لذا فقد استبعدا من ملخص التفاعلات السابقة .

دورة كربس (دورة حمض الستريك ، دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل)

Krebs cycle [Citric acid cycle, Tricarboxylic acid cycle]

لقد عرفنا مما سبق عدم فعالية مسلك الانحلال الجليكولى والتخمر من حيث إنتاج الطاقة . وتحت الظروف الهوائية . فإن الناتج النهائى للانحلال الجليكولى وهو البيروفات والذى تحدث له عملية نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation ويؤكسد ويرتبط مع المرافق الإنزيمى – أ وبذلك تتكون خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl CoA) والتى تعتبر الوصلة الرابطة بين الانحلال الجليكولى ودورة كربس ، وسميت كذلك نسبة إلى العالم الإنجليزى البيوكيمائى Krebs – لأنه لعب دوراً كبيراً فى اكتشافها ، وهى دورة دائرية يتجدد فيها تكوين أيون الأوكسالوخلات oxaloacetate ، وعن طريق دورة كربس ونظام نقل الإلكترون يتم أكسدة البيروفات أكسدة تامة إلى CO_2, H_2O أى أن أكسدة سكر الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2, H_2O ، تحدث من خلال مسلك الانحلال الجليكولى ودورة كربس ونظام نقل الألكترون – ومن خلال ارتباط دورة كربس مع

نظام نقل الإلكترون – نحصل على ٢٤ جزيئاً من ATP – لذلك فإن دورة كربس تكون فعالة جداً فى تحرير الطاقة بالمقارنة بالانحلال الجليكولى أو التخمر .

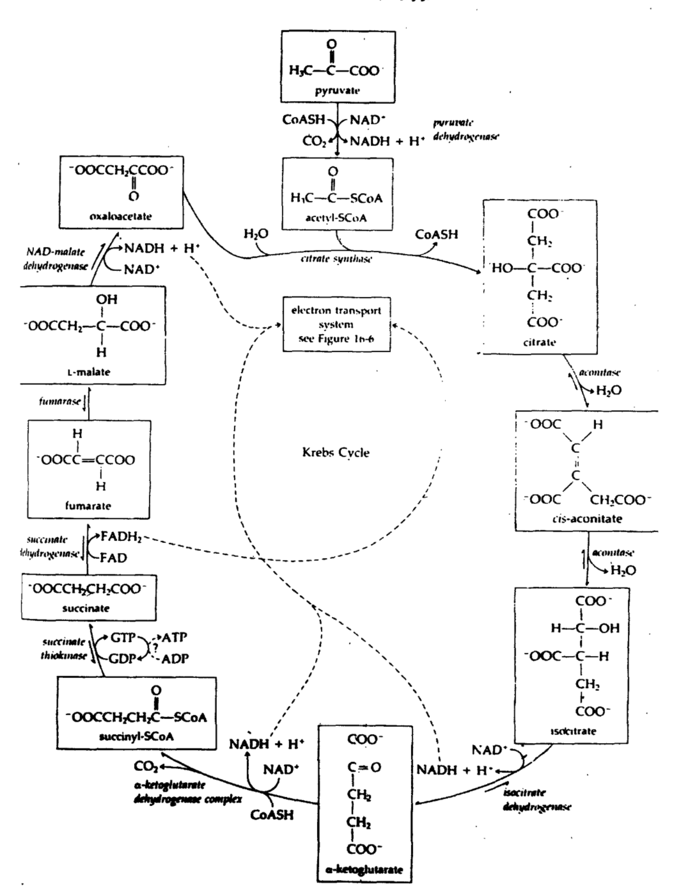
وتفاعلات دورة كربس ونظام نقل الإلكترون يحتاج إلى توفر O_2 وتحدث هذه التفاعلات فى الميتوكوندريا – لاحظ شكل (١٦ – ٥) .

والتفاعل الأول فى دورة كربس يتضمن تكثيف condensation خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl CoA) مع اكسالوخلات oxaloacetate ليتكون حمض الستريك citric acid – ويتحرر المرافق الإنزيمى –أ (CoA) فى هذا التفاعل ، ويحفز هذه الخطوة إنزيم التكثيف (condensing enzyme) ، وفى هذا التفاعل يتم تحويل حمض رباعى الكربون ثنائى مجموعة الكربوكسيل إلى حمض سداسى الكربون ثلاثى مجموعة الكربوكسيل .

$$\underset{\text{acetyl CoA}}{\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ C{=}O \\ | \\ CoA \end{array}} + \underset{\text{oxaloacetic acid}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ C{=}O \\ | \\ COOH \end{array}} \xrightarrow{H_2O} \underset{\text{citric acid}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ HO{-}C{-}COOH \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array}} + CoA$$

ومن خلال سلسلة من التفاعلات – تشمل أربع خطوات تأكسدية وتستعمل فيها ثلاثة جزيئات من الماء (يستعمل جزىء واحد من الثلاثة فى تفاعل التكثيف) ، وفى هذه السلسلة يتجدد تكوين حمض أوكسالوخليك من حمض الستريك . وفى خلال هذه التفاعلات يتحرر جزيئان من CO_2 وثمانى ذرات من الهيدروجين . لاحظ شكل (١٦ – ٥) . ويجب أن نلاحظ أن أحماض دورة كربس تكون موجودة على الصورة (الحالة) الأيونية ($R{-}COO^-$)لذلك تُسمى سترات ، أوكسالوخلات .. وهكذا .

والتفاعل الأول فى تفاعلات تجديد الأوكسالوخلات من حمض الستريك يشمل نزع



شكل ١٦ – ٥ : دورة كربس أو دورة حمض الستريك أو دورة الأحماض ثلاثية الكربوكسيل – لاحظ أن NADH ، $FADH_2$ تؤكسد كجزء من نظام انتقال الألكترون (ETS) يعطى ثلاثة جزيئات من ATP بينما يعطى كل جزىء من $FADH_2$ جزيئين فقط من ATP . جميع تفاعلات دورة كربس بداية من تكوين السترات من أوكسالوخلات وخلات المرافق الإنزيمى – أ – تحدث فى الميتوكوندريا الخاصة بجميع الخلايا ذات النواة الحقيقية

الماء dehydration من السترات citrate ليتكون سس اكونيتات cis- aconitate .

والتفاعل الثانى يتضمن إدخال الماء إلى سس اكونيتات لتتكون أيزوسترات (حمض الستريك المشابه) isocitrate وفى وجود إنزيم أيزوسترات ديهيدروجينيز (isocitrate dehydrogenase) والمرافق الإنزيمى NAD^+ . تتحول أيزوسترات إلى الفاكيتوجلوتارات - ketoglutarate وهذه هى الخطوة التأكسدية الأولى فى دورة كربس وفيها يزال زوج من الإلكترونات وزوج من أيونات الهيدروجين من الأيزوسترات إلى المرافق NAD^+ الذي يتحول إلى $NADH + H^+$ ، ويعتبر الألفا-كيتوجلوتارات مركبا أساسيا ورئيسيا لا غنى عنه لأيض النبات – لأنه يلعب دوراً فى أيض الكربوهيدرات والدهون ، وكذلك فى بناء وتكسير الأحماض الأمينية .

ويمكن تشبيه أكسدة الفا – كيتوجلوتارات بأكسدة البيروفات – أى أن الفا– كيتوجلوتارات يحدث لها أولاً نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation وهذه الخطوة تحتاج لوجود بيروفوسفات الثيامين (TPP) – والسكسنيك سيمى الدهيد Succinic semialdehyde المتكون يرتبط على صورة معقد مع حمض الليبويك المؤكسد oxidized lepoic acid بعد ذلك ينتقل شطر السكسنيل succinyl moiety من هذا المعقد إلى المرافق الإنزيمى – أ (CoA) مكوناً بذلك سكسنيل المرافق الإنزيمى –أ succinyl Co A وفى نفس الوقت يُختزل حمض الليبويك أى يتكون الليبويك المختزل reduced lipoic acid .

ملحوظة : (— S Co A) تدل على ارتباط المركب بذرة الكبريت الخاصة بالمرافق الإنزيمى – أ . وحمض الليبويك المختزل يعاد أكسدته بالمرافق NAD^+ والذى فى آن واحد يختزل إلى $NADH^+ H^+$ ، ومعقد الإنزيمات التى تحفز هذه السلسلة من التفاعلات تعرف باسم إجمالى هو الفاكيتوجلوتاريك ديهيدروجينيز α - kitoglutaric dehydrogenase ، ويعتبر هذا التفاعل هو التفاعل الثانى فى دورة كربس .

والطاقة المخزنة فى رابط الثيوإستر thioester وسكسنيل المرافق الإنزيمى –أ succinyl Co A تتحرر فى التفاعل التالى لتكون رابطة بيروفوسفات غنية بالطاقة . أى فى وجود جوانوزين ثنائى الفوسفات guanosine diphosphate (GDP) والفوسفور الغير عضوى (P_i) يتحول سكسنيل المرافق الإنزيمى – أ إلى السكسينات succinate وفى نفس الوقت

يتحول (GDP) إلى (GTP) جوانوزين ثلاثى الفوسفات guanosine triphosphate .

أما خطوة أكسدة السكسينات succinate إلى الفيومارات fumarate تعتبر خطوة شيقة – حيث أنها الخطوة **التأكسدية الوحيدة** فى دورة كربس التى لا يستخدم فيها مرافقات نيوكليوتيد البريدين pyridine nucleotide أى (NAD^+ , $NADP^+$) ، وفى هذه الخطوة يتم أكسدة السكسينات (نزع الهيدروجين) عن طريق إنزيم فرّى – فلافوبروتين سكسينات ديهيدروجينيز Ferriflavo protein succinate dehydrogenase ، وفى هذا التفاعل يزاح زوج من الإلكترونات وزوج من ذرات الهيدروجين من السكسينات ، ويستعملون لاختزال مجموعة الفلافين المرتبطة Flavin prosthetic group وهى فلافين أدينين ثنائى النيوكليوتيد Flavin adenine dinucleotide (FAD) الخاصه بإنزيم سكسينات ديهيدروجينيز succinate dehydrogenase وتعتبر أكسدة السكسينات هى الخطوة التأكسدية الثالثة فى دورة كربس ، ونواتج تفاعلها هى الفيومارات – التى تحدث لها إضافة عناصر الماء hydration فى وجود إنزيم الفيوماريز fumarase ليعطى المالات malate .

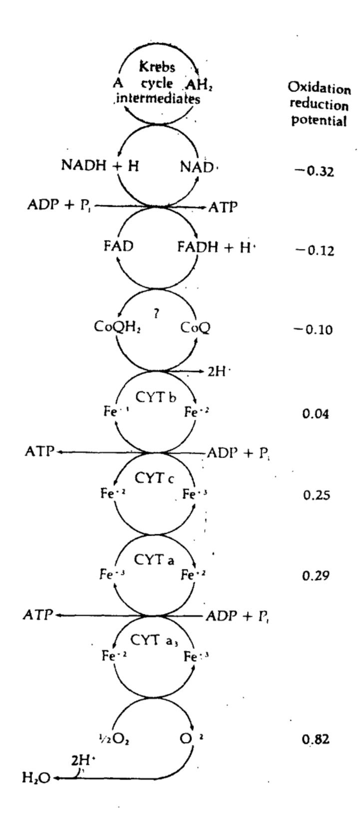
وفى الخطوة التأكسدية الرابعة لدورة كربس تتحول المالات إلى أوكسالوخلات oxaloacetate فى وجود إنزيم NAD مالات ديهيدروجينيز NAD- malate dehydrogenase – وفى هذه العملية يختزل NAD^+ إلى $NADH^+ H^+$ وهكذا يتم تجديد أوكسالوخلات وتتم الدورة .

وخلال الخطوات التأكسدية الأربعة للدورة تزال أربعة أزواج من أيونات الهيدروجين وأربعة أزواج من الإلكترونات من المركبات الوسطية للدورة ، وثلاثة أزواج من هذه الأربعة يستخدمون لاختزال مرافقات نيوكليوتيد البيريدين pyridine nucleotides . أما الزوج المتبقى من كل من الهيدروجين والإلكترون فيستعمل لاختزال المجموعة المرتبطة لإنزيم سكسنيك ديهيدروجينيز وهى FAD- Flavin adenine dinucleotide ، وتعتبر هذه المرافقات المختزلة (NADH , FADH) قوة أختزالية (reducing power) تستغل لإنتاج ATP من خلال تفاعلات الأكسدة - الاختزال (أخسدة) لنظام نقل الإلكترون electron transport system (ETS) وفى وجود O_2 . ومن الجدير بالذكر أن نظام انتقال أو نقل الإلكترون يرتبط أرتباطاً خاصاً مع أغشية الميتوكوندريا ودورة كربس .

نظام نقل الإلكترون والفسفرة Electron Transport System and Phosphorylation

من المهم جداً لحياة الكائنات الهوائية aerobic organisms أن ترتبط الإنزيمات والنواتج المختزلة لدورة كربس مع نظام نقل الإلكترون ومن خلال هذا الارتباط يعاد أكسدة المرافقات الإنزيمية المختزلة مثل FADH, NADH ونادراً NADPH ، وتستغل الطاقة المتحررة عن هذه الأكسدة فى تخليق جزيئات ATP ، ويتم هذا التخليق عن طريق سريان flow الإلكترون خلال نظام نقل الإلكترون (ETS) مع استعمال O_2 كمستقبل نهائى أو ختامى terminal acceptor ، وتسمى هذه العملية بالفسفرة التأكسدية oxidative phosphorylation . لاحظ شكلى (١٦ – ٤) ، (١٦ – ٥) – ومن الجدير بالذكر أن هذه العملية تحدث فى الميتوكوندريا .

وخلاصة القول أن نظام نقل الإلكترون يتكون من سلسلة من الحوامل carriers مثل (NAD) , Flavin nucleotid (FAD) وأحياناً (FMN) ، (Co Q) المرافق الإنزيمى – كيو ، والسيتوكرومات cytochromes وهى عديدة [Cyt b, c, a and a_3] ، ويبدو كذلك أن هناك بروتينات متأينة ولكنها لا تحتوى على مجموعة الهيم أى بروتينات متأنية غير هيمية non- heme ion protein تشترك فى نظام نقل الإلكترون ولكن دور هذه البروتينات غير معروف بالضبط . ومن أهم ملامح نظام نقل الإلكترون أن كل خطوة من خطوات هذا النظام تقل فى مستوى طاقتها عن الخطوة السابقة لها . لاحظ شكل (١٦ – ٦) أى أن الحوامل تعمل فى اتجاه الميل إلى زيادة الاختزال (الجهد الاختزالى reducing potential) يصير باستمرار فى الاتجاه الموجب من NADH حتى سيتوكروم a_3 (cytochrome a_3) – أى أن الإلكترون يسرى من مستوى عال للطاقة إلى مستوى أقل من الطاقة أى أن فى كل خطوة من خطوات النظام تقل طاقة الإلكترون عن الخطوة السابقة ، وينتقل فرق الطاقة المرتب على هذه النقلة إلى رابطة الفوسفور عن طريق تحويل مركب ADP إلى ATP . لاحظ فى شكل (١٦ – ٦) أن أيونات الهيدروجين تتحرر فى حالة أكسدة المرافق الإنزيمى – كيو المختزل reduced coenzyme- Q – وتلعب أيونات الهيدروجين المتحررة هذه دوراً مهماً فى إنتاج ATP وتمر الإلكترونات فى اتجاه سلسلة السيتوكرومات ، ويعتقد بعض الباحثين أن مشاركة (Co- Q) فى المسلك الأساسى لنظام نقل الإلكترون لم ينل القسط الكافى من الدلائل والبراهين ، وعلى أى حال فإن وجود المرافق الإنزيمى – كيو (Co- Q) فى ميتوكوندريا النباتات الراقية ومقدرته على أكسدة ($FADH + H^+$) وعلى إعادة أكسدة سيتوكروم ب (Cyt b) تعتبر دليلاً قوياً على مشاركة (Co- Q) فى نظام نقل الإلكترون (9) . ومن شكل (١٦ – ٦) يتضح لنا أن كل



شكل ١٦ - ٦ : نظام نقل الإلكترون أبرزت قيمة جهد الأكسدة والأختزال ليوضح القوة الاختزالية النسبية لكل مركب في االنظام من بداية NADH حتى O_2 الجزيئي .

زوج من الإليكترونات يمر فى نظام نقل الإلكترون يترتب عليه تكوين ثلاثة جزيئات من ATP ، ويحدث تخليق جزيئات ATP ، عند أكسدة NADH وعند أكسدة سيتوكروم ب (Cyt b) وعند أكسدة سيتوكروم أ (Cyt a) ، وعند أقل خطوات نقل الإلكترون طاقة يمر الإلكترون من سيتوكروم $(Cyt\ a_3)$ إلى O_2 وبذلك ينشط الأوكسجين ويستقبل أيونات الهيدروجين الحرة ليكون الماء .

وإذا أخذنا الآن فى الاعتبار التكسير الكامل لجزىء واحد من الجلوكوز – أولاً – إلى جزيئين من حمض البيروفيك عن طريق مسلك (EMP) ثم إلى جزيئين من خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl Co A) ، ثم بعد ذلك من خلال دورة كربس إلى H_2O و CO_2 والتى يلزم لحدوثها توفر O_2 إلى $CO_2.H_2O$ نجد أننا من الممكن أن نحصل على ثلاثين جزيئاً من ATP ، وإذا فحصنا خطوات التنفس الكلى الهوائى (مسلك EMP ودورة كربس) . نجد أن مسلك (EMP) . لاحظ شكل (١٦ – ٣) يُغل أو ينتج جزيئين من ATP وجزيئين من NADH عن طريق الفسفرة المباشرة على مستوى مادة التفاعل – ويلاحظ أن هذه الكمية قد حُسِبت على أساس جزىء واحداً من كل من NADH, ATP لكل جزىء واحد من حمض البيروفيك يعطى جزيئاً واحداً من خلات المرافق الإنزيمى – أ يدخل دورة كربس .

ويوجد أيضاً جزيئان من ATP يدخلان مسلك الانحلال الجليكولى (EMP) نتجت من مواد التفاعل وبذلك نضيف إلى الرصيد هذين الجزيئين .

وتنتج جزيئات NADH من تحول ٣ – فسفوجليسر الدهيد 3- phosphoglyceraldehyde إلى ١ ، ٣ – ثنائى فسفو جليسرات 1,3 diphosphoglycerate – كذلك ينتج جزيئاً من GTP جوانوزين ثلاثى الفوسفات guanosine triphosphate خلال دورة كربس ، وذلك عن طريق تحويل سكسنيل المرافق الإنزيمى – أ (succinyl Co A) إلى حمض السكسنيك – ويحدث نقل مجموعة الفوسفات على الأرجح من GTP إلى ADP (أدينوزين ثنائى الفوسفات) ، وبذلك يتكون ATP :

$$GTP + ADP \rightleftharpoons GDP + ATP$$

وينتج جزيئان من NADH نتيجة لتحويل جزيئين من البيروفات إلى جزيئين من خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl Co-A) ، كذلك ينتج جزيئان من $FAD\ H_2$ فى الدورة ، ويوضح جدول (١٦ – ١) تلخيصاً لإنتاج ATP ، والمرافقات الإنزيمية المختلفة .

ومن الجدير بالذكر أن كميات قليلة من ATP تنتج كنتيجة مباشرة لتفاعلات

الدورة – ولكن فى وجود O_2 الذى يعمل كمستقبل نهائى أو ختامى للإلكترون فى نظام نقل الإلكترون ، فإن كل المرافقات الإنزيمية المختزلة FADH, NADH والمنتجة فى دورة كربس تدخل نظام نقل الإلكترون – معطيةً بذلك القوة الاختزالية لتشجيع سريان الإلكترون وإنتاج ATP من ADP والفوسفور الغير عضوى ، ويعطى كل جزىء من NADH ثلاثة جزيئات من ATP ، بينما يعطى جزىء من FADH جزيئان فقط من ATP ، ويمكن تلخيص هذه التفاعلات كالآتى :

$$10\ NAD + 2\ FAD + 2\ ADP + 2\ P_i \longrightarrow 10\ NADH + 2\ FADH_2 + 2\ ATP$$

جدول ١٦ – ١ : علاقات الطاقة الكلية لمسلك EMP ودورة كربس لأكسدة جزىء واحد من الجلوكوز أكسدة تامة فى وجود O_2 .

المسلك	NADH (3 ATP)	FADH (2 ATP)	ATP	الكمية الكلية لـ ATP
EMP	2 (6)	0	2	8
من حمض البيروفيك إلى حلات المرافق الإنزيمى – أ	2 (6)	0	0	6
دورة كربس	6 (18)	2 (4)	2	24
الناتج الكلى لـ ATP	10 × 3 = 30	2 × 2 = 4	4	38 ATP

وإذا سلمنا بأن كمية الطاقة الناتجة من مولاً واحداً من ATP تساوى ١٠٠٠٠ كالورى – وأن كمية الطاقة المتولدة من مول واحد من الجلوكوز تساوى ٣٨٠٠٠٠ كالورى عن طريق التنفس – ولكن كما هو معروف فإن المول الواحد من الجلوكوز يعطى طاقة قدرها ٦٧٣,٠٠٠ كالورى وذلك فى التقديرات المعملية – وعلى أى حال ، فإن الطاقة الفعلية المتاحة من جزىء واحد من ATP تبلغ فقط ٧٠٠٠ كالورى (يحدث فقد للطاقة على هيئة حرارة) – وليس ١٠,٠٠٠ – وعلى هذا الأساس فإن الطاقة الفعلية لكل مول واحد من الجلوكوز عن طريق التنفس الهوائى تبلغ ٢٦٦,٠٠٠ كالورى ، وإذا قسمنا هذا الرقم على كمية الطاقة المنتجة من احتراق مول واحد من الجلوكوز تحت الظروف المعملية وهى ٦٧٣,٠٠٠ كالورى ، فإننا نحصل على كفاءة مقدارها ٤٠٪ للتنفس الهوائى ، وبذلك نستخلص أن الكائنات التى تتنفس تنفساً هوائياً تكون فعالة فى استغلال الطاقة الكيميائية المخزنة فى الروابط الكيميائية ، وعلى العكس من

ذلك فى التخمر الذى ينتج كمية قليلة من ATP والذى يدل على الكفاءة المنخفضة لعملية التنفس اللاهوائى .

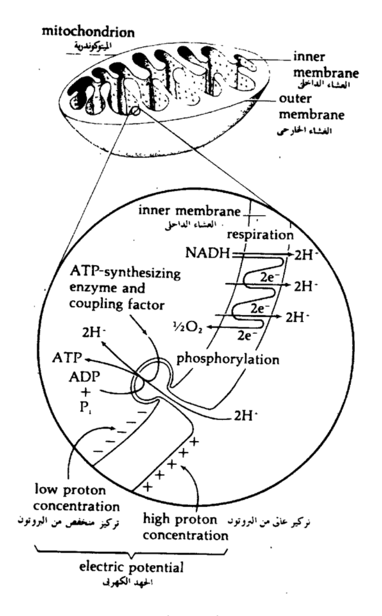
الفسفرة التأكسدية – النظرية الأزموكيمائية

Oxidative Phosphorylation — The Chemiosmotic Theory

يعتبر نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP المرتبط بهذا النظام من الحقائق الثابتة ، واحتار العلماء لفترة من الوقت لتفسير الميكانيكية الدقيقة لهذه الرابطة بين نظام نقل الإلكترون وتكوين ATP ، واقترحت لتفسير ذلك عدة ميكانيكيات مثل النظرية الأزموكيمائية ، والنظرية الكيميائية ونظرية التغير فى التكوين أو الشكل (conformational hypothesis) – ووصفت هذه النظريات لتفسير كيف ينشط نظام نقل الإلكترون الميتوكوندريا ويؤثر على ميكانيكية انتقال الطاقة لتكوين جزيئات ATP .

واقترح ميتشل Mitchell (18) نظرية الربط الأزموكيمائية ، وقد لاقت هذه النظرية قبولاً واستحساناً عامين ، وذلك لتفسير عملية تكوين ATP فى كل من البلاستيدات الخضراء (الفسفرة الضوء تمثيلية) والميتوكوندريا (الفسفرة التأكسدية) . وأسست هذه النظرية على أساس أن الميتوكوندريا النشطة تحرر أيونات الهيدروجين H^+ إلى الجزء الخارجى من الغشاء ، ويشكل هذا التحرر لأيونات الهيدروجين القوة الحاثة لإزاحة البروتون الآتى من سريان الإلكترونات خلال نظام نقل الإلكترون ويكون من نتيجة تراكم أيونات الهيدروجين على الجزء الخارجى من الغشاء تولد تدرج فى تركيز أيونات الهيدروجين يبدأ من الجزء الداخلى من الغشاء ويتدرج فى الازدياد فى التركيز باتجاه الجزء الخارجى من الغشاء (راجع الفسفرة الضوئية) ، ويمثل أو يشكل تدرج تركيز أيونات الهيدروجين عبر أغشية الميتوكوندريا الطاقة الكامنة أو طاقة الجهد **potential energy** اللازمة لتكوين جزىء ATP (18) .

وتوجد عدة تفسيرات عن كيفية تكوين ATP عندما تعاود أيونات الهيدروجين H^+ دخولها إلى الميتوكوندريا . وأحد هذه التفسيرات يقول أن أيونات الهيدروجين H^+ تتحرك من خلال قنوات channels تنتهى بعقد Knobs على سطح الغشاء لاحظ شكل (١٦ – ٧) وعند سريان أيونات الهيدروجين H^+ من الجزء الخارجى للغشاء إلى الجزء الداخلى ماراً خلال القنوات والعقد تتولد الطاقة اللازمة لنشاط الإنزيم المحفز لتخليق ATP وإزالة الماء وهو إنزيم ATP ase (إنزيم أدينوزين ترای فوسفاتيز) . وأحد التفسيرات الأخرى تقول أنه أثناء مرور أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات ترتبط



شكل ١٦ – ٧ : الميتوكوندرية والتفسير الأزموكيمائى لتكوين جزىء ATP .

مبدئياً مع إنزيم ATP ase لتعطى فوسفات نشطة تكون لها المقدرة على التفاعل مع ADP – كذلك من الممكن أيضاً أن تُنشط حركة انتقال أيونات الهيدروجين H^+ خلال القنوات إنزيم ATPase اللازم لتمثيل ATP .

والتحور الكبير الذى طرأ على نظرية Mitchell الأصلية هو الاقتراح القائل أن هناك جهد كهربى يتولد عبر الأغشية نتيجة لإزاحة كاتيون الهيدروجين H^+ أو أحد الكاتيونات الأخرى . ومن الجدير بالذكر أن المرافق الإنزيمى المختزل NADH (نيكليوتيد البيريدين) يعطى زوجاً من الإلكترونات يتحرك دخولاً وخروجاً عبر أغشية الميتوكوندريا لثلاث مرات متنقلاً من حامل إلى آخر فى نظام نقل الإلكترون وفى

النهاية يختزل هذا الزوج من الإلكترونات الأوكسجين ويتكون الماء ، وعندما يتحرك الإلكترون من الجزء الخارجى للغشاء فى كل مرة من الثلاث مرات السابق الإشارة إليهم فإن فرق الشحنة يسبب رحيل البروتونات فى نفس الاتجاه وينتج عن ذلك تدرج التركيز الخاص بأيونات الهيدروجين الذى يكون عالياً فى الجزء الخارجى ويقل فى اتجاه الجزء الداخلى من الغشاء .

وتسبب البروتونات المتممة أو المتراكمة على هيئة طبقات حركة البروتونات خلال قنوات الانتشار إلى داخل العقد - حيث فى داخلها يعطى الإلكترون الطاقة اللازمة لإحداث تفاعل P_i + ADP وبذلك يتكون جزىء ATP ، وهذا التفاعل كما سبق القول يحفزه إنزيم ATPase ، والذى يعرف عادة باسم العامل الرابط أو عامل الربط .

وعلى الرغم من أن هذه النظرية ينقصها إيضاح بعض التفاصيل لكنها تلقت دعماً من حيث سريان أيونات الهيدروجين H^+ ووجود الجهد الكهربى عبر أغشية الميتوكوندريا أثناء عمل نظام نقل الإلكترون ، كذلك توضح هذه النظرية طريقة عمل مركب داى نيتروفينول dinitrophenol وهو أحد العوامل الفاصلة uncouplers أى يفصل نظام نقل الإلكترون عن الفسفرة التأكسدية ، وتفسير ذلك تبعاً لنظرية ميتشل Mitchell أن الفينول المتأين من الممكن أن « يكنس » scavenge البروتونات من على الجزء الخارجى أو السطح الخارجى لغشاء الميتوكوندريا وبذلك يعترض سريان الإلكترونات اللازمة لنقل الطاقة وتكوين جزىء ATP .

التنفس المقاوم للسيانيد - المسلك البديل

Cyanide- Resistant Respiration, The Alternative Pathway

يبدو أن التنفس المقاوم لفعل السيانيد منتشر فى أنسجة النباتات الراقية ، وتبعاً لذلك فإن الميتوكوندريا الخاصة بمثل هذه الأنسجة تكون مقاومة لفعل السيانيد (12, 20) . وترجع هذه المقاومة إلى نقطة تفرع branching point فى نظام نقل الإلكترون (ETS) تسبق حوامل السيتوكرومات والتى من خواصها (السيتوكرومات) أنها حساسة جداً لفعل السيانيد . وفى الأنسجة النباتية التى تنقصها هذه النقطة المتفرعة أو المسلك البديل alternate pathway . فإن السيانيد يحجز أو يوقف نشاط السيتوكرومات ويثبط سريان الإلكترون ، وبذلك يقف نظام نقل الإلكترون بالكامل . كذلك فإن السيانيد يوقف أكسدة المواد المرتبطة بالمرافق NAD—linked aubstrates NAD ، وبذلك يثبط دورة كربس

وعلى الرغم من أن الباحثين لا يعرفون طبيعة نقطة التفرع هذه بالضبط ، لكنهم يعتقدون أنها تقع قبل السيتوكرومات ب cytochromes b ، وحسبما أو تخميناً تقع قرب الكوينونات quinones .

ولقد نشر بندل وبونر Bendall & Bonner تقريراً (5) يفيد وجود ماأسماه إنزيم الأوكسيديز البديل والمقاوم للسيانيد alternate cyanide- resistant oxidase كجزء من المسلك البديل alternate pathway – هذا بالإضافة إلى ارتباط هذا المسلك البديل بالعديد من المركبات التى لم يتحقق من تركيبها الكيميائى بالضبط مثل الفلافوبروتينات succinic aciddehydrogenase, NADH- ubiquinone reductase, flavoproteins – هذا بالإضافة إلى أن الباحثين قد افترضوا أن ubiquinone هو الجزىء المحورى عند نقطة التفرع – هذا على الأرجح – وأن الفلافوبروتينات هى أول مركب فى هذا المسلك البديل .

```
Krebs cycle substrates
        ↓
       NADH ⟶ FADH₂ ⟶ Q ⇄ flow ⟶ cytochrome
                      ↓
                     flow
                      ↓      Alternate pathway
                      X ⟶ O₂ ⟶⟶⟶ H₂O₂?
```

وعندما يعمل المسلك البديل . فإن أكسدة السكسينات والمواد الأخرى المرتبطة بالمرافق الإنزيمى NAD – تبدو أنها مقاومة للسيانيد – أى أن المكان الأول لإنتاج ATP (لاحظ شكل ١٦ – ٦) يعمل أو فعال ، وبذلك تستمر عملية الفسفرة جزئياً طالما كانت الالكترونات تسرى خلال هذا المسلك إلى O_2 (20) ا

ويلاحظ أن هناك تضاربا فى الآراء – بمعنى هل هذا المسلك البديل مرتبط فى حد ذاته بالفسفرة أم لا ؟

ويمكن أن نتسائل ماهى الأهمية الفسيولوجية لهذا المسلك ؟ وأحد الآراء يقول أن هذا المسلك البديل له أهمية فى حالة التنفس الحرج أو ذروة التنفس respiratory climateric أثناء نضج الثمار – ويؤدى هذا المسلك إلى إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين (H_2O_2) (19) والذى يؤدى إلى زيادة الأكسدة وتحطيم الأغشية (8) – وهى عمليات لازمة لنضج الثمار .

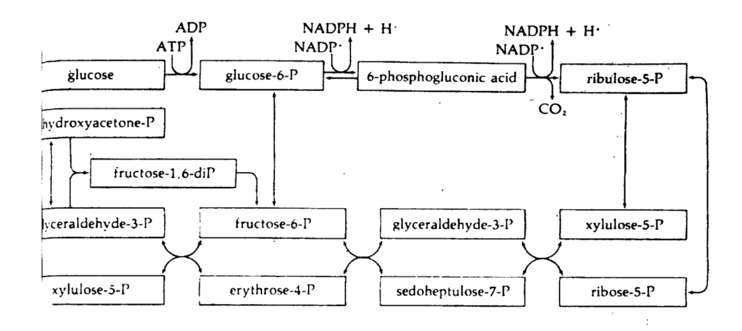
وأشار سولومس Solomos فى استعراضه لهذا الموضوع (20) إن غاز الإثيلين ethylene

يعمل على إنجاز المسلك البديل ، كذلك فإن البيرأوكسيدات تكون ضرورية لنشاط إنزيم البيرأوكسيديز peroxidase اللازم لتمثيل غاز الإيثلين .

ويوجد تفسير شيق للدور الممكن الذى يلعبه المسلك البديل ، ويقول هذا التفسير أن هذا المسلك قد يمثل وسيلة لاستمرار أكسدة NADH واستمرار عمل دورة كربس – وبالرغم من أنه لا يحدث تصريف كاف لل ATP كما أنه ربما فى التركيزات العالية يحدث تثبيطاً لدورة كربس من خلال توقف تدفق الإلكترون . وبالنظر إلى أهمية المركبات الوسطية لدورة كربس فى أنها تشكل أصول المكونات الخلوية . فإن الاحتياج إلى ميكانيكية ملائمة لبناء الدورة الفعالة (العاملة) عن طريق أكسدة NADH وتجديد NAD^+ حتى ولو كان محصول الطاقة منخفضاً – فإن التفسير السابق لأهمية المسلك البديل يعتبر معقولاً ومقبولاً .

تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات Hexose Monophosphate Shunt

تسمى تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات (HMS) أيضاً باسم دورة فوسفات البنتوز pentose phosphate cycle أو باسم مسلك الأكسدة المباشرة direct oxidation pathway ، وهو مسلك آخر يوجد فى العديد من الكائنات ، وهذا المسلك يحدث فى السيتوبلازم ويحتاج إلى توفر O_2 لعمله الكامل (لاحظ شكل ١٦ – ٨) وفى هذا المسلك يتكون المرافق المختزل (NADP) الذى يشارك فى تكوين حمض ٦ – فسفوجلوكونيك 6- phosphogluconic acid وسكر الريبيولوز – ٥ – فوسفات ribulose-5- p – وإذا تأكسد جزىء واحد من الجلوكوز أكسدة تامة إلى CO_2, H_2O فى هذا المسلك الدائرى (ست دورات لهذا المسلك حتى يتأكسد الجلوكوز) يتكون إثنا عشر جزيئاً من المرافقات الإنزيمية المختزلة (NADPH) – وفى وجود الإنزيم Transhydrogenase (الإنزيم الناقل للهيدروجين) – فإن الهيدروجين الخاص بالمرافق NADPH ينتقل إلى NAD فيتكون NADH وبذلك يتكون فى هذه الدورة ٣٦ جزيئات من ATP (كل جزىء NADH يخلق ٣ جزيئات من ATP جدول ١٦ – ١) لكل جزىء من الجلوكوز . أى أن فعالية مسلك الهكسوز أحادى الفوسفات فى أسر الطاقة المتحررة من أكسدة الجلوكوز تكون مثل فعالية مسلك الانحلال الجليكولى ودورة كربس . وبالإضافة إلى فعالية الطاقة السابق الإشارة إليها . فإن أهمية هذا المسلك فى الكائن الحى in vivo تكون مضاعفة للأسباب الآتية : **أولاً** : تعتبر تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات الوسيلة الكبرى أو العظمى فى الخلية لإنتاج المرافق المختزل



شكل ١٦ – ٨ : تحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات .

"$NADPH^+ H^+$" وهو من القوى الاختزالية اللازمة لتفاعلات البناء (anobolic) والتمثيل ، **ثانياً** : هو المسلك الأكبر أو الأعظم لإنتاج سكر الريبوز ribose وسكر دى أوكسى ريبوز deoxyribose وهما سكران لازمان لبناء الأحماض النووية .

بالتأكيد ينتج NADPH خلال التفاعلات الضوئية لعملية التمثيل الضوئى فى البلاستيدات الخضراء ، إلا أنه يستعمل بطريقة مباشرة فى إختزال CO_2، وبالمثل تحدث عملية مشابهة فى السيتوبلازم خلال دورة البنتوزفسفات فى إنتاج سكريات وسطية . وبإلقاء نظرة فاحصة على النواتج الوسطية لتحويلة الهكسوز أحادى الفوسفات يتضح لنا مدى الإمكانيات المتاحة لدخول العديد من المركبات الوسطية لتثبيت CO_2 فى عملية التمثيل الضوئى دخولاً مباشراً على التحويلة ، وعلى وجه الخصوص الميكانيكية أو الآلية الخاصة ببداية المسلك عن طريق تحويل سكر جلوكوز – ٦ – فوسفات glucose-6- phosphate إلى حمض ٦ – فسفو جلوكونيك 6- phosphogluconic acid – لاحظ أماكن تكوين NADPH،مع العلم أن فى كل دورة من هذا المسلك ينتج جزيئان من NADPH ، هذا بالإضافة إلى سكر الإريثروز – ٤ – فوسفات erythrose-4- p الذى يعتبر الأصل للعديد من الأحماض الأمينية العطرية. (الأروماتية) مثل الفنيل ألنين ، تيروسين ، تربتوفان . هذا ويعتبر التربتوفان هو أصل أندول حمض الخليك (I A A) ، وهو الهرمون الأساسى ذو النشاط الأكسينى فى النبات .

دورة الجلىْ أوكزيلات Glyoxylate cycle

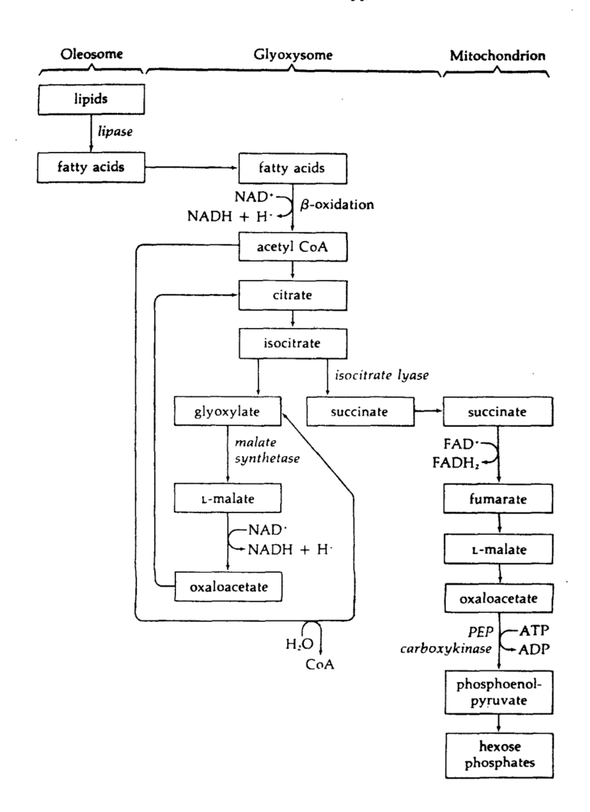
تحول البذور الغنية بالدهون المخزنة هذه الدهون إلى الكربوهيدرات أثناء الإنبات ، وظلت ميكانيكية هذا التحويل غامضة حتى اكتشف كل من كور نبرج وكربس (16) Kornberg & Krebs دورة الجلى أوكزيلات glyoxylate فى بكتيريا البسيدوموناس Pseudomonas . بعد ذلك اكتشفت تفاعلات وإنزيمات أكسدة بيتا β oxidation للأحماض الدهنية ، وتحويل مجموعة الخلات فى خلات المرافق الإنزيمى أ إلى جلى أوكزيلات glyoxylate والمالات malate (حمض الماليك) ، وهذه العملية تحدث فى أجسام دقيقة (عضيات خلوية) سميت جلى أوكسى زومات glyoxysomes ، وأول من أطلق هذا الاصطلاح هو العالم بيفرز Beevers والذى يعتبر الرائد فى هذا المجال .
الرائد فى هذا المجال .

وتحتوى الجلى أوكسى زومات glyoxysomes على جميع الإنزيمات اللازمة لأكسدة بيتا للأحماض الدهنية حتى تكوين خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl Co, A) وتحويل مجموعة الخلات إلى حمض الماليك وحمض السكسينك .

ولا توجد هذه الدورة glyoxylate فى البذور التى تخزن النشا ، أما فى البذور الدهنية (الزيتية) فإن هذه الدورة تتوقف عندما يتم استهلاك إحتياطى الدهون فى هذه البذور .

ومن الجدير بالذكر إن النباتات تستطيع تحويل الأحماض الدهنية إلى كربوهيدرات وذلك لوجود إنزيمين فريدين فى عضيات الجلى أوكسى زومات –(لا يوجدان فى الحيوان) وهما إنزيم أيزوسترات ليز (إنزيم تحليل السترات) iso citrate lyase وإنزيم مالات سنثيتيز (إنزيم بناء المالات) malate synthetase . والتفاعل الأول الكبير فى مسلك الجلى أوكزيلات glyoxylate pathway هو تحويل الأيزوسترات إلى جلى أوكزيلات glyoxylate والسكسينات succinate بعيداً عن تفاعلات نزع مجموعة الكربوكسيل لدورة كربس .

والتفاعل الثانى الكبير هو تكثيف جلى أوكزيلات مع خلات المرافق الإنزيمى أ (acetyl Co A) لتتكون المالات malate والتى بدورها تتحول إلى أوكسالوخلات oxaloacetate وشكل (١٦ – ٩) يوضح التفاعلات التى تتضمنها عملية تحويل الأحماض الدهنية إلى الكربوهيدرات عن طريق دورة الجلى أوكزيلات ، وتنتج الأحماض الدهنية من تحليل الجليسريدات الثلاثية triglycerides الموجودة فى الأجسام الدهنية أوليوزومات oleosomes ويقوم بهذه الخطوة إنزيم الليبيز lipase – وتحدث للأحماض



شكل ١٦ - ٩ : تحويل الدهون المخزنة إلى كربوهيدرات فى البذور المستنبتة عن طريق دورة الجلى أوكزيلات .

الدهنية أكسدة بيتا β-oxidation فى الجلى أوكسى زومات glyoxysomes ويتكون خلات المرافق الإنزيمى - أ (acetyl Co A) ، ويتفاعل خلات المرافق الإنزيمى - أ مع أوكسالو

خلات Oxaloacetate فتتكون السترات citrate ثم بعد ذلك السترات والمشابهة isocitrate بعد ذلك تتشطر الأيزوسترات إلى السكسينات succinate الجلى أوكزيلات glyoxylate – ويحفز هذا التفاعل بإنزيم أيزوسترات ليز isocitrate lyars بعد ذلك تتحد الجلى أوكزيلات glyoxylate مع خلات المرافق الإنزيمى – أ لتعطى المالات ويحفز هذا التفاعل إنزيم بناء المالات malate synthetase والمالات المتكونة هذه تكون فى الجلى أوكسى زومات فتحدث لها عملية أكسدة لتعطى أوكسالوخلات والتى بدورها تبدأ الدورة من جديد باتحادها مع خلات المرافق الإنزيمى – أ الناتج من أكسدة بيتا للأحماض الدهنية

وترحل السكسينات من الجلى أوكسى زومات glyoxysomes وتدخل الميتوكوندريا حيث يحدث لها تحويل إلى الأوكسالوخلات عن طريق دورة كريس .

وتؤدى الزيادة فى إنتاج أوكسالوخلات (OAA) إلى توفر إمداد كافى منها لإنتاج الأحماض الأمينية والكربوهيدرات بطريق عكسى للانحلال الجليكولى – ومما هو جدير بالذكر إنه يحدث تحول أوكسالوخلات (OAA) إلى فسفو إينول حمض البيروفك phosphoenolpyruvic والمركبات الوسطية الأخرى لمسلك الانحلال الجليكولى فى السيتوبلازم .

وربما نتسأل لماذا لا تتحد الأوكسالوخلات مع خلات المرافق الإنزيمى – أ فى داخل الميتوكندريا ، ولماذا لا تؤكسد إلى CO_2 , H_2O عن طريق دورة كريس .

ولا تحدث هذه التفاعلات السابقة فى البذور المخزنة للدهون بسبب عدم توفر خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl CoA) المشتق من البيروفات وهذا راجع إلى قلة محتوى هذه البذور من المواد الكربوهيدراتية لذلك لا تتوفر خلات المرافق الإنزيمى – أ بدرجة كافية لكى تدخل الميتوكوتدريا ، كذلك فإن خلات المرافق الإنزيمى – أ المنتجة فى تفاعلات الجلى وأكزيلات تبقى داخل الجلى أوكسى زوم glyoxysome ويترتب على ذلك إن حمض الأوكسالوخليك الذى تكون داخل الميتوكندريا يتحول إلى (PEP) فسفو إينول حمض البيروفك – وهذا التحول الأخير وكذلك التفاعلات العكسية لمسلك الانحلال الجليكولى تحدث فى السيتوبلازم وتحتاج إلى طاقة ATP ومرافق إنزيمى مختزل NADH ، ويتوفر المرافق المختزل NADH عن طريق تفاعلات أكسدة بيتا للأحماض الدهنية ، ويستعمل جزءا من NADH فى التفاعلات العكسية للانحلال الجليكولى أما الجزء الآخر فيستغمل لتوليد ATP عن طريقة الفسفرة التاكسدية ونظام نقل الاليكترون (ETS) داخل الميتوكوندريا .

وهكذا فإن دورة الجلى أوكزيلات glyoxylate cycle مهمة بصفة أساسية لإنبات ونمو بادرات البذور الزيتية (الدهنية) لإنها تمدها فى هذه المراحل بالمواد الكربوهيدراتية التى تتمثل من الدهون (الليبيدات) .

قياس التنفس – معامل التنفس

Measurement of Respiration - Respiratory Quotient

تتضمن أغلب الطرق المستخدمة لقياس معدل التنفس التقديرات الكمية لغاز CO_2 المنبعث أو O_2 المستهلك وإحدى الطرق البسيطة والسريعة هى إمرار CO_2 المتصاعد فى محلول من هيدروكسيد الباريوم $(Ba(OH)_2)$ ، ثم نحصل على وزن كربونات الباريوم المتكونة $(BaCO_3)$ ويوجد تحور لهذه الطريقة هو امتصاص CO_2 المنبعث فى محلول من أيدروكسيد الصوديوم NaOH ، وتقدر كمية CO_2 الممتصة بالمعايرة وعموماً فإن أغلب تقديرات معدلات التنفس قد أنجزت عن طريق القياس المباشر للأوكسيجين باستخدام قطب كهربائى (إلكترود) electrode . ويعرف تركيز الغير مستعمل فى التنفس عن طريق محلل للأوكسيجين oxygenanalyzer يعطى قراءات القياس المباشر بعد العويض التلقائى (الأوتوماتيكى) لتأثيرات الحرارة على زوبانية الأوكسجين ونفاذية الأغشية .

ونظرا لوجود اختلافات فى التصميمات الخاصة بأجهزة محللات الأوكسيجين والكتروداته فلن نتعرض لوصف شمثل هذه الأجهزة .

وتوجد طريقة أخرى بنيت على تحليل وقياس CO_2 عن طريق قياس أطياف الأشعة دون الحمراء (Infrared spectrophotometry) . ويقاس التنفس بملاحظة التغيرات التى تحدث على التبادل الغازى وهذا يدل على النشاط التنفسى . وقد استعمل العلماء فى الماضى أجهزة المانوميترات (manometers) المتصلة بدورق مخروطى لقياس التغيرات فى ضغط الغاز نتيجة لتنفس المواد الحية ، وتوضع المواد الحية فى الدورق مثل الأنسجة المستنبتة والأنسجة الحية فيحدث التبادل الغازى ، ولم تعد تستعمل مثل هذه الأجهزة الآن بدرجة كبيرة . وعندما نقيس التنفس فمن المستحسن أن نقيس كلاً من O_2 المستهلك وCO_2 المنبعث وتسمى النسبة بين CO_2 المنبعث O_2 المستهلك بمعامل التنفس respiratory quotient (RQ) .

فإذا استعملت المواد الكربوهيدراتية فى التنفس فإن معامل التنفس يساوى الوحدة ويختلف معامل التنفس (RQ) تبعا لاختلاف مواد التنفس إختلافات كبيراً (بروتينات دهون ، كربوهيدرات) .

فمثلا إذا استعملت المواد التى على درجة عالية من الأكسدة مثل أحماض دورة كربس فإن معامل التنفس RQ يكون أكبر من الوحدة ، كذلك فإن المواد المختزلة مثل الدهون تعطى معاملاً تنفسياً أقل من الوحد ،وبصفة عامة إذا استعملت الخلية المادة الكربوهيدراتية فى التنفس فإن جزيئاً واحدا من O_2 يستهلك نظير جزيئاً واحدا من CO_2 ينبعث أو يتصاعد . أما المنتجات الوسطية لدورة كربس فتكون مؤكسدة بدرجة كبيرة بالمقارنة بالمواد الكربوهيدراتية ويترتب على ذلك إنها تحتاج إلى كمية أقل من O_2 لأكسدتها إلى CO_2 والماء – فمثلاً أكسدة حمض الماليك إلى CO_2 ، H_2O يعطى معاملاً تنفسياً (RQ) قدره ١,٣٣ .

والدهون تعتبر مواد مختزلة بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية لذلك تحتاج إلى كمية من O_2 أكبر من المواد الكربوهيدراتية لتتأكسد فى التنفس ومعامل تنفسها يكون فى حدود ٠,٧ ويعطى معامل التنفس معلومات قيمة للباحث ومنه ممكن أن نستطيع استنتاج دليلاً مبدئياً على طبيعة المادة المستخدمة فى التنفس ، ويجب ألا ننسى أن التحقق الدقيق لنوع مادة التنفس ، عن طريق معامل التنفس يعتبر مستحيلاً . فإذا استخدمت عدة مواد فى آن واحد فى التنفس فإن معامل التنفس المتحصل عليه يكون عبارة عن متوسط لقيمة معامل التنفس لكل مادة ، وكما هو متوقع فإن معامل تنفس معظم الأعضاء النباتية المكتملة النمو والتى تحتوى على إمداد كاف من الكربوهيدرات تكون قيمته من ٠,٩٧ – ١,١٧

ومما تقدم نستنتج إن مادة التنفس المستعملة بكثرة تحت الظروف الطبيعية هى المواد الكربوهيدراتية ، أما النباتات التى تحت ظروف الجوع starvation فإن معامل تنفسها يكون باستمرار أقل من الوحدة .

وقد ذكر جامس James (14) أمثلة لمثل هذه الحالة وهى الأوراق الخضراء المسنة والأوراق الموضوعة فى الظلام والأجنة المفصولة ويحدث هذا الانخفاض فى معامل التنفس نتيجة لاستخدام المواد المختزلة (مثل الأحماض الدهنية والبروتينات) فى التنفس . فمثلا قد لاحظ يمم Yemm (24, 25) معاملاً تنفسياً فى حدود ٠,٨٥ أو أقل للأوراق الخضراء الموضوعة فى الظلام . هذا وتعتبر البذور المستنبتة من أحسن المواد لدراسة التوافق بين معامل التنفس ومادة التنفس . وكما هو معروف فإن المواد البروتينية تتكسر فى الأعضاء المخزنة ثم تخلق مرة ثانية فى الجنين أثناء (إنبات البذور) .

وفى البذرو عادة تخزن المواد الدهنية بالإضافة إلى الكربوهيدراتية وفى حالات كثيرة تشكل المواد الدهنية الغالبية العظمى من الغذاء المخزن فى البذرة ، وفى هذه الحالة فإننا نجد معامل التنفس أثناء إنبات مثل هذه البذور يكون أقل من الوحدة بكثير ، أما البذور التى تشكل المواد الكربوهيدراتية فيها الغذاء الرئيسى المخزن فإننا نجد أن معامل التنفس يكون قريباً من الوحدة .

العوامل المؤثرة على معدل التنفس

Factors Affecting Rate of Respiration

درجة الحرارة Temperature :

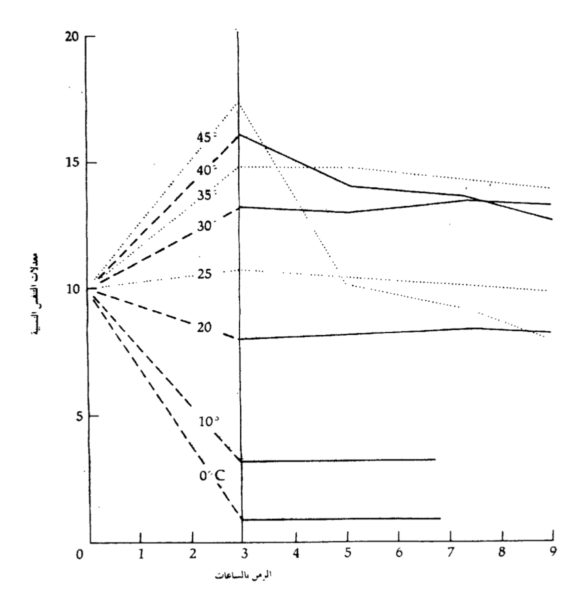
مثل كل التفاعلات الكيميائية فإن التفاعلات الكيميائية للتنفس تكون حساسة للتغير فى درجة الحرارة ، وبما أن تفاعلات التنفس تحفزها الإنزيمات لذا نجد أن مجال التنفس الحرارى ضيق ، فعلى درجات الحرارة القريبة من الصفر المئوى نجد أن معدل التنفس منخفض جداً وبرفع درجة الحرارة فإن معدل التنفس يزداد حتى تصل إلى درجة حرارة تحطم الإنزيمات ، وعادة نحصل على معدل التنفس الأعظم أو الأقصى maximum rate فى مجال حرارى يقع بين ٣٥ - ٤٥° م / ويجب عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس أن نأخذ فى الاعتبار مدة الوقت أو طول الوقت الذى عرض له العضو النباتى أو النبات .

فمثلا فى بادرات البسلة (Pisum sativum) التى يبلغ عمرها أربع أيام نجد أن معدل التنفس يزداد برفع درجة الحرارة من ٢٥°م - ٤٥°م - فإذا تركت البادرات لأى فترة زمنية على هذه الدرجة المرتفعة من الحرارة (٤٥°م) فإن معدل التنفس ينخفض ، وبكلمات أخرى يجب أن ندخل فى الاعتبار عامل الوقت عند دراستنا لأثر الحرارة على التنفس .

ومن الواضح أن على درجات الحرارة المرتفعة عن ٣٠ م° - فإن العوامل المؤدية إلى تغير طبيعة الإنزيمات denaturation of enzymes تبدى أو تظهر أثرها السيىء على معدل التنفس ، وحيث أن أثر الحرارة المغير لطبيعة الإنزيمات denaturation لايحدث فوراً ، بل يحتاج لبعض الوقت ، لذا نجد ارتفاعاً مبدئياً لمعدل التنفس - قبل أن يظهر الأثر السيىء لدرجة الحرارة وينخفض المعدل ، وعموماً كلما كانت درجة الحرارة مرتفعة قصر الوقت الذى يمر قبل أن ينخفض معدل التنفس .

وأظهرت أبحاث فرنانديس Fernandes (7) أهمية عامل الوقت عند دراسة أثر الحرارة

على التنفس ، ويوضح شكل (١٦ – ١٠) أن درجة الحرارة المثلى لبادرات البسلة البالغة من العمر أربعة أيام هى ٣٠ م° – حيث لم يلاحظ انخفاض فى معدل العنفس على هذه الدرجة لفترة طويلة من الوقت .



شكل ١٦ – ١٠ : أثر درجة الحرارة على معدل التنفس فى بادرات البسلة (Pisum sativum) التى عمرها أربعة أيام.لاحظ العلاقة بين درجة الحرارة ، الزمن ، معدل التنفس – الخطوط المتكسِّرة التى تدل على فترة الوقت التى تمر بين التغير فى درجة الحرارة من ٢٥°م إلى درجة الحرارة الموضحة فى الشكل .

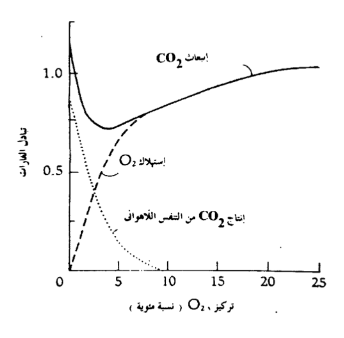
عن : D.S. Fernandes. 1923. Rec. Trav. Bot. Neerl. 20:107.

الأوكسجين Oxygen

لابد من توفر O_2 حتى تحدث تفاعلات دورة كربس ويعتبر O_2 هو المستقبل النهائى

أو الختامى terminal acceptor للإلكترونات فى نظام نقل الإلكترون (ETS) ، لذا فإن معدل التنفس يكون حساساً للتغيرات فى تركيز O_2 وبصفة عامة – فعلى تركيز O_2 المنخفض فإن كلاً من التنفس الهوائى واللَّاهوائى يحدث فى النبات ويكون معامل التنفس (RQ) أكبر من الوحدة وفى الحقيقة قد تصل قيمته إلى مالانهاية عند وصول تركيز O_2 إلى الصفر . أى أنه تحت الظروف اللاهوائية الكاملة يكون كل CO_2 المنتج نتيجة لحدوث التنفس اللَّاهوائى أو التخمر كلياً ، وبرفع تركيز O_2 فإن كمية CO_2 الناتجة عن التنفس اللَّاهوائى تنخفض بسرعة ويزداد التنفس الهوائى ويصل معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة ، وتسمى النقطة التى يصل عندها معامل التنفس (RQ) إلى قيمة الوحدة عند تركيز محدد ومعين من O_2 بنقطة الانتهاء extinction point (21) وعندها يتوقف التنفس اللَّاهوائى .

وأظهرت أبحاث واتسون Watson (14) مثلاً نموذجياً لهذه العلاقات مع بادرات التفاح صنف براملى (Bramley) – لاحظ شكل (١٦ – ١١) .



شكل ١٦ – ١١ : إنتاج CO_2 ببادرات التفاح (Bramley) عند تركيزات مختلفة من O_2 – معدل إنتاج CO_2 فى الهواء يعادل واحد .

عن : **W.O. Janes, 1953. Plant Respiration Oxford : Celarendon Press**

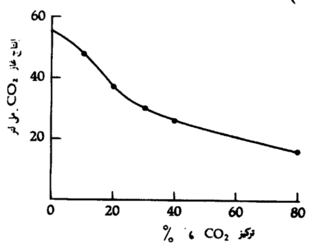
وعند دراسة معدل التنفس على مجال واسع من تركيزات O_2 – فمن المرغوب فيه أن نقيس كلاً من إنتاج CO_2 واستهلاك O_2 ، واستهلاك O_2 يعطى مقياساً للتنفس

الهوائى – كما يعطى إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء ، وعموماً فإن إنتاج CO_2 تحت نقطة الانتهاء يكون نتيجة حدوث التنفس الهوائى واللاهوائى ، واستهلاك O_2 تحت نقطة الانتهاء يمثل مقياساً دقيقاً للتنفس الهوائى ، لذلك فإن تقدير مشاركة كل من الغازين على مجال واسع عن تركيزات O_2 يتيح لنا مقياس لكل من التنفس الهوائى واللاهوائى . ودلت الدراسات العديدة على معدل التنفس للعديد من النباتات على قاعدة عامة وهى عند زيادة تركيز O_2 عن الصفر يزداد معدل التنفس الهوائى ، وفى معظم النباتات تكون هذه الزيادة على هيئة خط هُذلولى hyperbolic بمعنى أن معدل الزيادة ينخفض بزيادة تركيز O_2 .

وفى بعض الخامات النباتية تكون الزيادة فى معدل التنفس ذات علاقة خطية linear مع معدل زيادة تركيز O_2 – وقد وجد تايلور Taylor (23) هذه الظاهرة فى حالة إنبات حبوب الأرز ، وتفسير هذه الظاهرة (العلاقة الخطية) هو أن استهلاك O_2 يكون محدوداً بوجود حاجز يمنع انتشار O_2 – مثل أغطية حبوب الأرز – ولقد أشار جيمس James (14) أن استهلاك O_2 فى هذه الحالة يكون متناسباً تناسباً طردياً مع كمية المنتشرة عبر الحاجز barrier – وليس مع كمية O_2 المستهلكة فى التنفس .

ثانى أكسيد الكربون Carbon Dioxide

لقد أثبتت دراسات كدس Kidds (15) أن زيادة تركيز CO_2 لها تأثير مثبط واضح على تنفس بذور المستردة البيضاء « الخردل الأبيض » المستنبتة White mustard – لاحظ شكل (١٦ – ١٢) .



شكل ١٦ – ١٢ : تثبيط معدل التنفس فى بذور المستردة البيضاء المستنبتة كنتيجة لزيادة تركيز CO_2

عن : W. Stiles and W. Leach. 1960. Respiration in Plants. New York: Wiley.

وعلى الرغم من أن دراسات عديدة على تنفس الأوراق قد أثبتت تأثير CO_2 المثبط على التنفس ، لكن توجد أدلة تشير إلى أن هذا الأثر المثبط لغاز CO_2 على التنفس يكون بطريقة غير مباشرة ولو بصورة جزئية – ولقد أثبت هيث Heath (11) أن CO_2 يسبب غلق الثغور وبذلك يحد من التبادل الغازى وهذا الغلق للثغور ربما يرفع التركيز الداخلى لغاز CO_2 بدرجة كبيرة ، وبذلك يحد من التنفس .

الأملاح الغير عضوية Inorganic Salts

لاحظ لوندجاردوبورستروم Lundegordh & Burstrom (17) أن معدل التنفس يزيد إذا نقل النبات أو النسيج النباتى من الماء إلى محلول ملحى ، وكمية الزيادة فى معدل التنفس فى هذه الحالة يسمى بالتنفس الملحى salt respiration ، وهذا النوع من التنفس قد نوقش بالتفصيل فى الفصل السابع .

التنبيه (أو الحث) الميكانيكى Mechanical Stimulation

أثبت أودس Audus فى سلسلة من الدراسات (1, 2, 3, 4) أن معدل تنفس الأوراق يزداد بمسك هذه الأوراق باليد أو خبطها أو ثنيها ، وفى أوراق نبات « كريز الغار » "cherry laurel" تبلغ الزيادة فى معدل التنفس نتيجة لمسك الأوراق باليد حوالى ١٨,٣٪ – أما إذا كررت هذه المعاملة لمدة من الوقت فإن الزيادة فى معدل التنفس لا تكون بنفس المعدل السابق (أى تقل الاستجابة) .

الجروح Wounds

لقد عرف العلماء منذ سنوات عديدة أن جرح أحد أعضاء النبات يزيد من تنفس هذا العضو ، وبصفة عامة فإن الجروح يترتب عليها حدوث النشاط المرستيمى فى منطقة الجرح ، وتكون النتيجة هو تكوين كالوس الجرح wound callus ، ونستطيع الآن أن نتخيل العلاقة بين التنفس والجروح [زيادة معدل النشاط المرستيمى وتكون الكالوس يحتاج إلى معدل أكبر من التنفس] ودلت دراسات هوبكنز Hopkins (13) على وجود زيادة كبيرة فى كمية السكر نتيجة لقطع درنات البطاطس ، وربما تكون الزيادة فى معدل التنفس بعد إحداث الجروح نتيجة وفرة مادة التنفس respiratory substrate وهى السكر فى هذه الأحوال .

الأسئـلة :

١٦ - ١ هل المعادلة العامة للتنفس تعطى تقديرا دقيقا للعملية ؟ اشرح ؟

١٦ - ٢ هل من الممكن نظريا أن ينقل الكربون فى الخلية من الجلوكوز إلى النشا إلى الجلوكوز إلى حمض البيروفيك إلى الألنين إلى البروتين ؟ وضح ؟

١٦ - ٣ ما هى أهمية إزدواج التفاعلات فى النظم البيولوجية ؟

١٦ - ٤ أقترح ما هو السبب فى أن درجة حرارة الليل المنخفضة تبدو فى أنها تشجع حركة المغذيات والنمو فى بعض النباتات .

١٦ - ٥ إشرح المصطلحات الآتية :
التخمر . الانحلال الجليكولى . مسلك الهكسوز ثنائى الفوسفات . مسلك
Embden- Myerhof- parnas •

١٦ - ٦ أذكر بعض المركبات التى تمثل فى النباتات عندما تكون البيروفات واحدة من الخامات الابتدائية .

١٦ - ٧ وضح الملامح أو الخصائص الأساسية الهامة لمسلك " ENP " معبرا عنه بالمواد الداخلة فى التفاعل والنواتج ونوعية التفاعلات ؟

١٦ - ٨ أشرح الاصطلاح : « فسفرة على مستوى مادة التفاعل » ؟

١٦ - ٩ ماهو دور المرافق الإنزيمى - أ " Co A " - وضح كيف يتكون ؟

١٦ - ١٠ من أى النواتج التنفسية الوسطية يُشتق كل من : الأحماض الدهنية - الجبريلينات . ذيل كحول الفيتول الخاص بالكلوروفيل ؟

١٦ - ١١ لماذا تكون دورة كربس أكثر كفاءة فى إنتاج ATP فى وجود O_2 بالمقارنة بمسلك EMP ؟

١٦ - ١٢ ما هى وظيفة نظام نقل الإلكترون ؟ كيف يعمل ومن أى المصادر يدفع هذا النظام القوة الاختزالية اللازمة لتشغيله ؟

١٦ - ١٣ لماذا يكون O_2 ضرورياً لتشغيل عملية نقل الإلكترون ؟

١٦ - ١٤ كيف يلائم تركيب الميتوكوندريا تشغيل نظام نقل الإلكترون ؟

١٦ - ١٥ أشرح النظرية الأزموكيمائية لتفسير الفسفرة التأكسدية ؟

١٦ - ١٦ كيف يمكن أن يلعب المسلك البديل دوراً هاماً فيما يختص بوظيفة دورة كربس وإنتاج المركبات الوسطية ؟

١٦ - ١٧ أذكر منتجين أساسيين ذو أهمية كبرى من منتجات مسلك الهكسوز أحادى الفوسفات ؟

١٦ - ١٨ العديد من البذور غنية فى الليبيدات وفقيرة فى الكربوهيدرات - وضح كيف يتم توفير الطاقة اللازمة للجنين النامى من الدهون ؟ - ما هو المسلك الأساسى فى هذه العملية وكيف يعمل ؟

١٦ - ١٩ وضح ما معنى الاصطلاح أليوزومات oliosomes ومعامل التنفس RQ ؟

١٦ - ٢٠ وضح أوجه التشابه والاختلاف بين الفسفرة الضوئية ، الفسفرة التأكسدية ، الفسفرة على مستوى مادة التفاعل ؟

١٦ - ٢١ وضح بعض العوامل الكبرى التى تؤثر على التنفس ؟

١٦ - ٢٢ ما هى بعض الميكانيكيات المنظمة فى الخلية النباتية والمسئولة عن : التخزين ، النمو . التنفس . تكوين المنتجات الوسطية للتنفس ؟ - كيف يحدث أن عملية البناء تسير بمعدل أكبر من حدوث الأخرى (التنفس) ؟

قراءات مقترحة :

Bonner, W.D., Jr. 1973. Mitochrondria and plant respiration. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.

Ikuma, H. 1972. Electron transport in plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:419–436.

Laties, G.G. 1982. The cyanide-resistant alternative path in higher plant respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:519–555.

Lehninger, A.L. 1982. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth.

Meeuse, B.J.D. 1975. Thermogenic respiration in aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:117–126.

Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279–297.

Solomos, T., and G.G. Laties. 1976. Induction by ethylene of cyanide-resistant respiration. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 70:663–671.

Stryer, L. 1981. *Biochemistry*, 2nd ed. San Francisco: Freeman.

Theologis, A. 1979. The genesis development and participation of cyanide-resistant respiration in plant tissue. Ph.D. Thesis, University of California, Los Angeles.

White, A., P. Handler, E.L. Smith, R.L. Hill, and I.R. Lehman. 1978. *Principles of Biochemistry*, 6th ed. New York: McGraw-Hill.

الفصل السابع عشر



الهرمونات النباتية: الأوكسينات

Phytohormones[1]: The Auxins[2]

تكوين ونمو الجذر فى فاصوليا المنج المعاملة بالأوكسين (يساراً) وغير المعاملة يميناً[3].

مهداة من : C.W. Heuser, The Pennsylvania State University.

---

(١) كلمة Phyto تعنى نبات وهى كلمة لاتينية أما كلمة hormone فهى كلمة لاتينية وتعنى القوة المحركة أو القوة الدافعة impetus أو القوة الباعثة impulse وقد أُدخلت إلى العربية كما هى عن اللاتينية .

(٢) كلمة auxin كلمة مشتقة من الكلمة اليونانية auxein وهى تعنى الزيادة أو النمو وقد أُدخلت إلى العربية كما هى .

(٣) توضح الصورة أن النباتات هى بادرات فاصوليا المنج وتكوين ونمو الجذور على السويقة الجنينية السفلى لهذه البادرات بعد إزالة الجذر الابتدائى .

كان ساكس Sachs (50) أول من إفترض وجود الكيماويات المنظمة لنمو النبات فى النصف الأخير من القرن التاسع عشر وافترض أن « المواد المكونة للأعضاء » تُنتج فى أوراق النباتات ثم تنتقل متجهة إلى أسفل . ولقد فتحت هذه النظرية الفذة الرائدة المجال للدراسة المركزة على تنظيم نمو النبات خلال القرن العشرين .

نبذة تاريخية :

بينما كان ساكس Sachs يبنى نظرياته الخاصة بتنظيم النمو كان هناك عالم آخر مشهور بدراسة الانتحاءات النباتية Plant tropism ، وعلى الرغم من أن دارون Darwin كان مشهوراً بنظريته الخاصة بالتطور evolution إلا أنه قام بدراسة تأثير الجاذبية الأرضية والضوء الساقط من جانب واحد على حركة النبات (11) ، فقد أشار إلى أن تأثير كلاً من الضوء والجاذبية الأرضية على انحناء كلاً من الجذور والمجموع الخضرى راجعاً إلى تأثير القمة ، وهذا التأثير من الممكن انتقاله إلى أجزاء النبات الأخرى . ولقد توصل إلى أنه عند تعريض البادرات إلى ضوء جانبى فينتج عن ذلك أن بعض المؤثرات تنتقل من الجزء العلوى إلى الجزء السفلى مسببة انحناء الأخير . أما فيما يتعلق بالانتحاء الأرضى geotropism للجذور فقد أوضح أن القمة فقط هى التى تعمل على ذلك وأيضاً على انتقال هذا التأثير للأجزاء المجاورة مسببة بذلك انحنائها إلى أسفل (11) .

كان دارون مهتماً بصفة أساسية "بغمد الريشة"[1] "Coleoptile" وهو عبارة عن ورقة متخصصة ومتحورة على صورة اسطوانة مجوفة تغلف وتحيط بالسويقة الجنينية العليا epicotyl ومتصلة بالعقدة الأولى وهى توفر الحماية للقمة النامية الرهيفة لبادرات النجيليات حتى تبزغ الورقة الأولى ذات النمو السريع فوق سطح التربة .

وتوصل دارون إلى أنه إذا عُرضت قمم تلك الأغماد إلى مصدر ضوئى من جانب واحد Unilateral فإن الأغماد تنحنى فى اتجاه الضوء ، وكما نعلم اليوم فإن هذه الاستجابة يطلق عليها الانتحاء الضوئى Phototropism والمنبه الضوئى ينتج من نشاط هرمونى . وقد لاحظ دارون أيضاً أن تغطية أو إزالة قمة الغمد يسبب عدم استجابة الغمد للانحناء ، وقد أدت تلك النتائج إلى أن يُعلن دارون أن قمة غمد الريشة تشترك فى الاستجابة للإنتحاء الضوئى .

---

(١) Coleo كلمة لاتينية تعنى غمد ، و Ptile كلمة لاتينية تعنى ريشة .

وفى الوقت الذى كان فيه دارون يقوم بتجاربه تمكن سالكوفسكى وسالكوفسكى Salkowski and Salkowski من اكتشاف إندول حمض الخليك indole-3- acetic acid فى البيئات المتخمرة ، وقد استخدمت تلك المادة فى الانتحاء الضوئى لأغماد الريشة لعدة سنوات فيما بعد . فى العشر سنوات الأولى من القرن العشرين قام العالمان|بايليس وستارلنج Bayliss and Starling بدراسة النظام الهاضم فى الكلاب وقدما اصطلاح « هرمونات » hormones واقترحا خصائصها التالية : ١ – هى مواد كيميائية خاصة ومعينة ٢ – تنتج فى أماكن معينة من الكائن ٣ – تنتقل إلى أماكن أخرى حيث يظهر أثرها فيها (تعرف هذه الأماكن باسم الأهداف targets) ٤ – فى هذه الأهداف وبكميات صغيرة تقوم بتنظيم الاستجابيات الفسيولوجية (النمو growth ، والحركة movement ، والتكاثر Reproduction) . ولم تمض فترة طويلة بعد ذلك حتى استخدم علماء النبات اصطلاح « هرمون » .

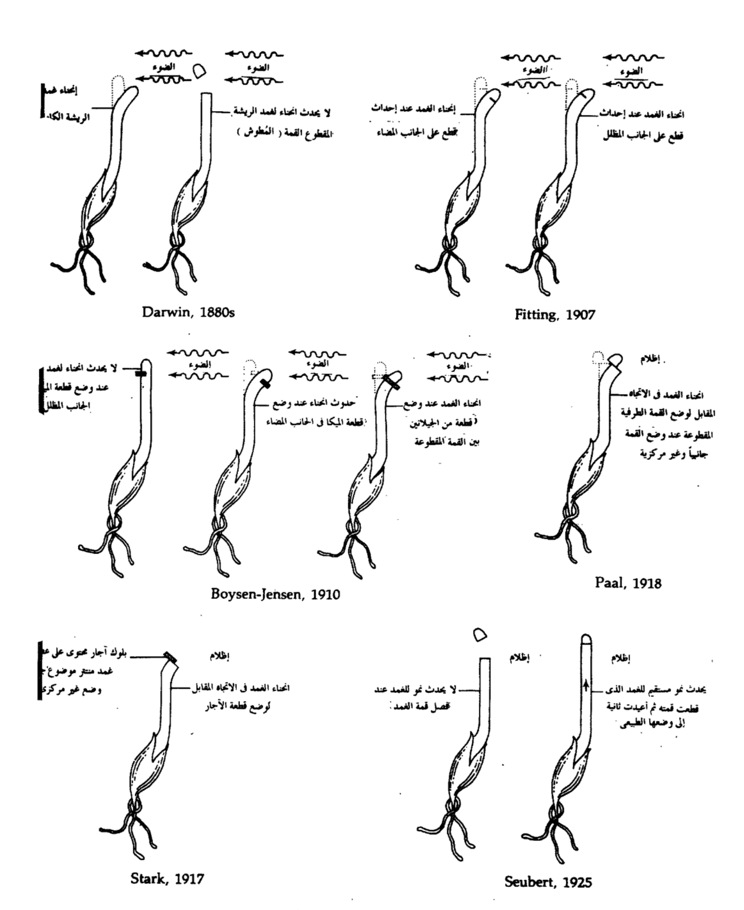
فى عام ١٩٠٧ أثبت فيتنج (15) Fitting أن إحداث قطع على جانب واحد أو على كلا الجانبين لقمة غمد ريشة الشوفان لا يمنع التأثير الانتحائى للضوء طالما أن الأسطح المقطوعة لم تنفصل وما زال الجزء المقطوع متصل بباقى الغمد . وقد أظهرت تلك التجربة أن الترابط الخلوى الكامل ليس ضرورياً لمرور المحفز الداخلى . وفى أوائل القرن العشرين[١] إستطاع بويزن جنسن (8) Boysen- Jensen أن يقدم دليل آخر عن طبيعة المادة المنبهة للانتحاء الضوئى لغمد الريشة وأوضح علاقة هذا المنبه بعملية الانتحاء الضوئى ، حيث قام بإزالة القمة الطرفية لغمد الريشة أسفل القمة ببضع ملليمترات من الطرف ووضع مكانها مكعب من الجيلاتين ، ثم أعاد وضع القمة المُزالة فوق قطعة الجيلاتين وقام بإسقاط الضوء من جانب واحد فنتج عن ذلك انحناء للغمد فى اتجاه المصدر الضوئى تماماً كما يحدث فى الغمد العادى (أى دون أى معاملة[٢]). وقد أثبت بويزن جنسن أيضاً أن الانتحاء الضوئى الطبيعى لغمد الريشة يمكن منعه بإغماد شريحة رقيقة من الميكا[٣] mica عرضياً أسفل قمة الغمد ببضع ملليمترات فقط لنصف المسافة أى فى الجانب المظلم لبادرات النجيليات المضاءة من جانب واحد . أما إغماد قطعة الميكا

---

(١) كان ذلك عام ١٩١٠ .

(٢) يدل ذلك أن المادة المؤثرة فى الإنتحاء الضوئى تمر خلال مكعب الجيلاتين وهو بالطبع مادة غروية غير حية .

(٣) الميكا من المعادن الطبيعية وتوجد على شكل رقائق نصف شفافة وهى تستخدم أساساً كمادة عازلة وهى صلبة غير منفذة .



١٧ - ١ : ملخص للتجارب التى أدت إلى عزل واكتشاف الأوكسين (IAA) والتى بُنيت على أساس نشاطه فى الانتحاء الضوئى لغمد الريشة .

جزئياً فى الجانب المُضاء لغمد البادرات لا يمنع الانتحاء وبالتالى قدم الدليل على أن المحفز للإنتحاء يمر إلى أسفل فى الجانب المُظلم لغمد الريشة . وفى عام ١٩١٨ أزال بائل Paal (44) (أى طَوَّشَ decapetated) قمة غمد الريشة ثم وضع القمة بطريقة جانبية غير مركزية ، وقد اكتشف أن غمد الريشة ينحنى بعيداً عن الجانب الذى يحمل أعلاه القمة الغير مركزية الوضع **حتى فى الظلام** . وقد أوضحت تجارب بائل بقوة أن المادة المنبعثة من القمة هى المسئولة عن الانحناء . وأخيراً أوضح سودنج Söding (16) أن المادة الآتية من القمة لا بد أن تكون هى المسئولة عن استطالة غمد الريشة . وقد وجد ستارك Starke (1) فى دراساته أن العصير الذى جُمع من اغماد ريشة الشوفان يمكن أن ينتثر فى مكعبات الآجار ، وعندما وضعت هذه البلوكات (المكعبات) فى وضع جانبى غير مركزى على أغماد الريشة المنزوعة القمة « أى المُطَوشة القمة » الموضوعة فى الظلام فإن الإنحناء يحدث . شكل ١٧ - ١ يوضح نتائج هذه التجارب .

والخطوات المنطقية التالية هى عزل تلك المادة من النبات وإثبات أنها تُنشط نمو النبات عند معاملته بها . هذه المهمة الصعبة قام بها عالم النبات الألمانى وينت Went [١] ، فقد وضع قمم الأغماد المقطوعة حديثاً [٢] على بلوكات صغيرة من الآجار لفترة زمنية محسوبة ، ثم وضع هذه البلوكات بعد ذلك جانبياً على أغماد منزوعة القمة أى « مُطَوشة القمة decapitated » لمدة ساعتان فى الظلام ، فأظهرت أغماد الريشة انحناءات مشابهة لتلك الانحناء للأغماد ذات القمم الموضوعة جانبياً . وعلى ذلك أمكنه التوصل إلى طريقة لتقدير كمية نشاط المادة فى قمم أغماد الريشة - وبمعنى آخر فقد أوجد طريقة التقدير الحيوى للأوكسين A bioassay for auxin . فقد وجد وينت أن درجة الانحناء للغمد تتناسب طردياً فى حدود معينة مع كمية المادة الفعالة فى بلوكات الآجار . وبسبب استخدام نبات الشوفان فى هذا الاختبار الحيوى لذلك فقد أصبحت تلك الطريقة تعرف باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان Avena coleoptile curvature test .

وباستخدام اختبار الشوفان للعديد من المواد فقد ظهر أن بول الإنسانِ human urine غنى فى مواد النمو . عند البدأ بثلاث وثلاثون جالوناً من بول الإنسان فقد قام كوجل وهاجين - سميت Kögl and Haagen- Smit (35) بسلسلة من خطوات التنقية . ونشاط

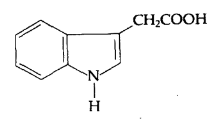
---

(١) ينطق اسم هذا العالم بالألمانية فنت.

(٢) عادة ما تكون طول القمة هذه ثلاث ملليمترات وهى المنطقة التى تنتج الأوكسين .

المواد لكل خطوة من خطوات التنقية قدرت باختبار انحناء غمد ريشة الشوفان . وبعد التقطير تحت تفريغ عالى فإن الخطوة النهائية أنتجت ٤٠ ملليجرام من بللورات لها نشاط وفعالية يعادل خمسون ألف مرة نشاط البول العادى . وقد أُعطى الناتج النهائى اسم أوكسين أ auxin A (أو حمض أوكسينو ترايولك auxentriolic acid) .

وباستخدام نفس طرق التنقية التى اتبعت مع بول الإنسان **تقريباً** فقد عزل كوجل وإركسليبن و هاجين – سميت (32) Kögl , Erxleben and Haagen- Smit مادة نشطة فعالة أخرى من زيت جنين الذرة Corn germ oil . وقد وجدوا أن هذه المادة تشبه أوكسين أ من حيث التركيب والنشاط الفعال وقد أطلق عليها أوكسين ب auxin-B (حمض الأوكسينو لونيك auxenolonic acid) . وفى نفس العام ما زالت هناك مادة أخرى قد عزلت من بول الإنسان . فبإعادة العزل على نطاق واسع من بول الإنسان باستخدام طريقة ادمصاص الفحم لإزالة المادة الفعالة النشطة فقد تمكن كوجل وهاجين – سميت وإركسليبن Kögl, Haagen- Smit, and Erxleben(34) من عزل مادة الهيتيروأوكسين (heteroauxin) أو كما يُطلق عليه اليوم أندول – ٣ – حمض الخليك indole-3- acetic acid (IAA) . وهذا المركب ليس مركباً جديداً ولكنه أُكتشف وعزل من التخمرات فى عام ١٨٨٥ بواسطة سالكوفسكى وسالكوفسكى .



indole-3-acetic acid (IAA)

واليوم يوجد شك كامل فى وجود أوكسنين «أ» و أوكسين «ب» حيث أنه لم يعزلها أحد على الإطلاق منذ عَزْلِهما لأول مرة بواسطة كوجل وزملاؤه . وعلى النقيض من ذلك فقد تمكن العديد من الباحثين عزل أندول حمض الخليك فى صورة بلورية من مصادر متعددة .

تمكن كوجل وكوسترمانز Kögl and Kostermans(35) من عزل IAA من عصير بلزمة الخميرة عام ١٩٣٤ . وتمكن ثيمان Thimann(60) بعدها بفترة قصيرة من عزل الـ

IAA من مزارع فطر العفن المعروف باسم[١] (Rizopus suinus) . وفى عام ١٩٤٦ أعلن هاجين – سميث وزملاؤه وجود الـ IAA فى النباتات الراقية (26) . واليوم فقد ثبت وجود الـ IAA فى العديد من النباتات الراقية حيث يعتبر الأوكسين الأساسى فى هذه النباتات . ومن الجدير بالذكر أن ننوه هنا إلى أنه لم يتم عزل الـ IAA من قمم غمد الريشة ، حيث أن إحدى التقديرات قد أوضحت أنه يلزم ٢٠٠٠٠ طن من قمم غمد الريشة لإنتاج جرام واحد من أندول حمض الخليك[٢]. وبالطبع فإن الأوكسينات فعالة جداً بكميات دقيقة للغاية . وأوكسين ونت Went's auxin من المحتمل أن يكون الـ IAA ، إلا أن الأجزاء النباتية تبدو أنها تحتوى على مركبات أخرى من المحتمل أنها مشتقات من الـ IAA والنشطة فى الإستجابة للإنتحاء الضوئى .

ومن الجدير بالذكر أن نوضح هنا أن كوجل وهاجين – سميث وونت قد استخدموا اصطلاح أوكسين auxin (وهى مشتقة من اليونانية auxein والتى تعنى النمو) فى دراساتهم التى شملت النمو والانتحاء الضوئى لغمد ريشة الشوفان Avena coleoptiles . وقد قدم ثيمان Thimann(59) التعريف التالى للأوكسين : « هو عبارة عن مادة عضوية وبتركيزات منخفضة تُحفز النمو على طول المحور عند إضافتها للمجموع الخضرى للنبات والخالى بقدر الإمكان من منشطات النمو » . وللتمييز بين الأوكسينات والجبريلينات (وهى مجموعة أخرى من الهرمونات النباتية) فإن التعريف يشمل عادة فكرة أن الأوكسينات تختلف عن الجبريلينات فى كون الأوكسينات تثبط استطالة الجذور عند تركيزات معينة ، كما توجد اختلافات أخرى سوف نذكرها فيما بعد .

الاختبارات الحيوية Bioassays

واحدة من أهم الاستخدامات الأساسية التى شملت الأبحاث المبكرة للتعرف على الأوكسينات وبالتالى الخصائص الهرمونية هو إيجاد اختبار غمد ريشة الشوفان أساساً ، أى إدراك الاختبارات الحيوية بصفة عامة . ويستخدم اصطلاح الإختبار الحيوى لوصف استخدام المادة الحية كاختبار لبيان تأثير المواد ذات النشاط الحيوى المعروفة

---

(١) أحد أنواع جنس الريزوباس وهو من صف الفطريات الدنيئة الطحلبية المترممة والتى يمكن أن تنموا على الخبز والمربى والجبن كما تصيب الحاصلات النباتية كتأثير ثانوى للإصابة الحشرية .

(٢) يستحيل بالطبع من الوجهة العملية إنتاج هذا الكم الهائل من قمم غمد الريشة أو استخدام مذيبات هائلة الكم أيضاً لاستخلاص الأوكسين منها .

والمفترضة . فمن الواضح الآن عندما نتناول المواد الفعالة حيوياً مثل الهرمونات النباتية فلابد لنا من طريقة لقياس نشاطها الحيوى . فى معظم الحالات ، لابد أن تكون المادة النباتية المستخدمة لقياس نشاط منظمات النمو مستجيبة بصفة خاصة لتلك المادة أو إلى مجموعة من المركبات المتشابهة معها ، كما لابد أيضاً أن يكون هناك ارتباط وعلاقة بين مدى اتساع الاستجابة للمادة الحية وتركيز المادة الكيمائية .

والطرق الحيوية مبنية على أساس الاستطالة الخلوية ، إلا أنه توجد العديد من الاستجابيات المتعددة يمكن استخدامها فى الطرق الحيوية للأوكسينات . وبمجرد ذكر الإستجابيات الفسيولوجية التى ترجع إلى المركبات ذات النشاط الأوكسينى فإنه سوف تقوى فهمنا لهذه النقطة . وأخيراً فإننا سنخص بالتفصيل بعض التأثيرات الفسيولوجية التالية التى تتأثر بالأوكسينات :

١ – استطالة خلايا السيقان والأوراق والجذور .

٢ – تكشف الخلايا والأعضاء .

٣ – تكوين ونشأة الأزهار وانمائها وعقد الثمار ونموها ونمو الجنين .

٤ – تساقط الأوراق والأزهار والثمار .

٥ – اتجاه النمو (انتحاء السيقان أو الجذور) .

٦ – تكوين الثمار اللابذرية Parthenocarpy فى بعض النباتات .

٧ – السيادة القمية Apical dominance .

٨ – إستطالة وانقسام خلايا كالوس مزارع الأنسجة Callus tissue cultures .

وعلى الرغم من أن العديد من الإختبارات الحيوية التى تُظهر نشاط مختلف الهرمونات النباتية قد بُنيت على أساس اختلاف الاستجابيات الفسيولوجية (مثلاً الأوكسين واستطالة الخلايا ، والسيتوكينينات وانقسام الخلايا – وهكذا) إلا أن جميع الطرق الحيوية لا بد لها من احتياجات وإحتياطات معينة خاصة ومتشابهة لكى تكون ذات فعالية ودقة فى القياس . لا بد أن تتضمن الطريقة الحية المُرضية والمفيدة الخصائص التالية (١) التخصص (٢) الحساسية (٣) سهولة قياسٍ ما يمكن الكشف عنه وذات استجابة سريعة نسبياً (٤) سهلة الإجراء والتحكم فيها (٥) خلو العينة النباتية من المادة المختبرة أو المواد التى تمت بصلة لها ، وأى باحث مهتم بالهرمونات النباتية يعى

هذه الخصائص جيداً ، وسوف تكون هذه الخصائص أكثر وضوحاً عندما نتناول بالشرح بعض هذه الخصائص فى هذا الفصل والفصول التالية .

وبالرغم من أن العديد من طرق التقدير الحيوى للنشاط الأوكسينى قد أُخترعت منذ اكتشاف الأوكسينات إلا أن القليل منها ذو استخدام عام اليوم . وسوف نشرح باختصار أربع من طرق التقدير الحيوى التى تطبق فى دراسة الأوكسينات وهى : **اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان Avena coleptile curvature test ، واختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile section test ، واختبار انحناء ساق البسلة المشقوق Split pea stem curvature test ، واختبار تثبيط جذر نبات حب الرشاد**[(١)] **Cress root inhibition test .**

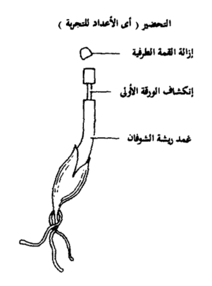
اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile Curvature Test

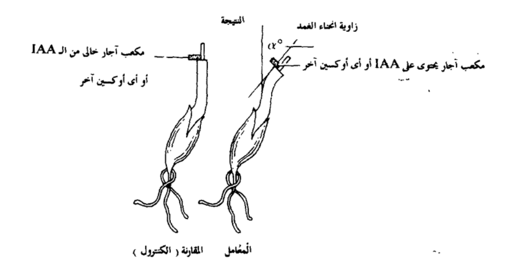
طريقة اختبار انحناء غمد ريش الشوفان التى أظهرها وينت Went (65) هى الاختبار الحيوى الأول والأفضل الذى قاد إلى عزل ووصف خصائص الأوكسين (IAA) ومشتقاته (أنظر شكل ١٧ – ٢) . بسبب حساسية ودقة هذه الطريقة التى يعول عليها فإن الباحثين ما زالوا يستخدمون هذه الطريقة الحيوية بكثافة حتى اليوم وحتى بعد مرور ما يقترب من خمسين عاماً على اكتشافها .

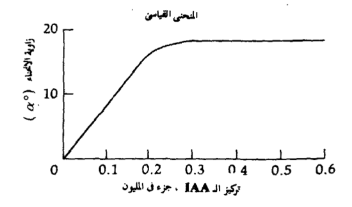
يعتمد قياس نشاط الأوكسين باستخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان على دقة الانتقال القطبى السريع (أى من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية لمحور النبات) للأوكسين فى غمد ريشة الشوفان ، وبسبب هذه الخاصية (قطبية الانتقال) فإن الأوكسين يضاف أعلى قمة جانب واحد لغمد ريشة منزوعة القمة حيث ينتشر إلى أسفل فى هذا الجانب بسرعة ، وحيث أن الأوكسين لا ينتشر جانبياً بأى حال من الأحوال ، لذلك فيحدث اختلاف فى النمو بين جانبى غمد الريشة نتيجة لانتقال الأوكسين إلى أسفل فقط فى جانب واحد من هذا الغمد لذلك فيتسبب فى انحناء هذا الغمد الذى يتناسب فى حدود معينة مع كمية الأوكسين المُضافة .

---

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية وإسمه العلمى (Lepidium sativa) وقد يعرف فى مصر باسم حب الرشاد أو الكريس فى بعض الدول العربية أو الحارة فى البعض الآخر وهو نبات منزرع من النباتات الإقتصادية فى أوروبا وأمريكا وتستخدم بادراته بصفة خاصة فى السلاطة .كلمة Lepid-ium يونانية تعنى دو الحرشفه الصغيره نسبه إلى القرون – أما كلمة sativa فهى تعنى المنزرع .







شكل ١٧ - ٢ : إختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان .

Redrawn from L.J. Audus 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

وخطوات اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان كما يأتى :

١ - إنبات بذور الشوفان وإنماء بادراتها فى الظلام ، حيث يوجد إضعاف وتقليل فى حساسية غمد الريشة للأوكسين عند تعرضها للضوء الأزرق ، والإستطالة المناسبة للسلامية الأولى ربما تقل وتنقص بتعريض البادرة بعد الإنبات بيومين إلى ٢ إلى ٤ ساعات للضوء الأحمر .

٢ - يزال ١ مم[1] من القمة الطرفية لغمد الريشة بعد وصول البادرات إلى طول يتراوح ما بين ١٥ إلى ٣٠ مم ، وبالتالى إزالة المصدر الطبيعى للأوكسين .

٣ - الإزالة الثانية لإثنين إلى ثلاثة ملليمترات[1] ضرورية بعد مدة ثلاث ساعات من الإزالة الأولى وذلك لإزالة الأنسجة التى تتجدد وتنتج الأوكسين .

٤ - الورقة الأولية الأولى والتى تظهر بعد الإزالة الثانية تجذب برفق شديد وهذه الورقة لا بد أن تظهر ممتدة لقليل من الملليمترات خارجياً من غمد الريشة حيث تعمل كدعامة عمودية لمكعبات (لبلوكات) الآجار التى توضع على غمد الريشة .

٥ - يوضع مكعب الآجار المحتوى على الأوكسين على جانب واحد فى النهاية المقطوعة لغمد الريشة ، وسوف ينتقل الأوكسين إلى أسفل فى جانب غمد الريشة الذى يحمل فوقه مكعب الآجار المحتوى على الأوكسين .

٦ - بعد تسعين دقيقة من الخطوة السابقة يعرض ظل البادرات إلى شريط من ورق البروميد[2] bromide paper ثم يصور وبالتالى يعطى للباحث تسجيل دائم للنتيجة .

٧ - يقاس الإنحناء[3] ويسجل بواسطة قياس الزاوية المحصورة بين الخط العمودى المرسوم والخط المرسوم والموازى للجزء المنحنى من الغمد .

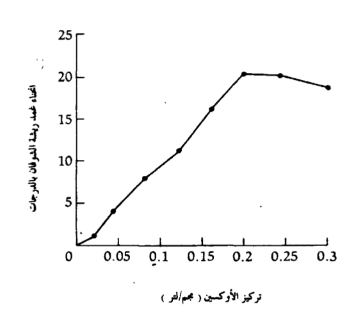
توجد علاقة خطية مستقيمة بين التركيز وكمية الإنحناء من خلال مدى مجال معين لتركيزات الـ IAA . كما هو واضح فى شكل ١٧ - ٣ ، ومجال هذا المدى للـ IAA يصل إلى الذروة المثلى optimum peak عند حوالى ٢,٠ ملليجرام/ لتر .

---

(١) يستخدم لذلك ميكروتوم خاص بسيط التركيب يحتوى على شفرات حلاقة عادية .

(٢) تتم هذه العملية عادة بوضع البادرات على شريط فيلم حساس ثم يضاء فوقها بالضوء الأبيض لفترة زمنية بسيطة جداً فيسجل على ورق التصوير بعد تحميضها ظل البادرة .

(٣) قياس الإنحناء يكون على ورق التصوير الذى سجل زاوية الإنحناء فى الخطوة السابقة ويمكن تكبير صورة ظل البادرة بمكبر التصوير العادى ورسم خطوط الزوايا المراد قياسها وبالطبع بدون تغيير فى الزوايا ، كما توجد أجهزة خاصة لقياس هذه الزوايا مباشرة ذات دقة فائقة .



شكل ١٧ - ٣ : إستجابة غمد ريشه الشوفان للزيادة فى تركيز الـ IAA .

عن From F.W. Went and K.V.Thimann 1937. Phytohormones. New York: Macmillan;

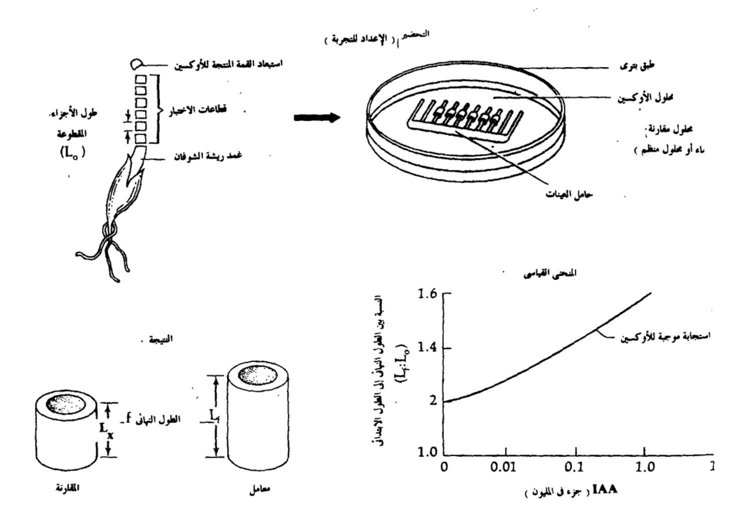
اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان[(١)] Avena Coleoptile Sections Test

هذا الاختبار مبنى على أساس قابلية الأوكسين فى استحثاث استطالة الخلية (أنظر شكل ١٧ - ٤) ، ولا يُبنى هذا الاختبار على خاصية انتقال الأوكسين وبالتالى لا يوجد اختلاف فى معدل النمو لجانب دون الآخر الذى ينشأ عن الأوكسين كما هو الحال فى طريقة انحناء ريشة الشوفان .

أول من استخدم طريقة قطاعات غمد ريشة الشوفان هو بونر Bonner (7) فى عام ١٩٣٣ ، ومنذ هذا التاريخ فقد شاع استخدام هذه الطريقة الحيوية على نطاق واسع

---

(١) قد يعرف هذا الاختبار أحياناً بإختبار النمو المستقيم لقطاعات غمد ريشة الشوفان Straight growth of Avena Coleoptile Sections Test .



شكل ١٧ - ٤ : إختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان . Lo = طول القطاعات الطازجة المقطوعة (original length) ، Lx = طول القطاع غير المعامل بعد تعويمه فى الماء طول فترة الإختبار ، Lf = طول القطاع المعامل بعد تعويمه فى محلول الإختبار لفترة الاختبار .

Redrawn from L.J. Audus 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

نظراً لبساطتها ويسرية تطبيقها . وطريقة القطاعات هذه تقيس وتقدر تأثير منظمات النمو على مدى أوسع من التركيزات بخلاف الحال الموجود فى اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان وبالإضافة إلى ذلك فإن طريقة القطاعات هذه لا تصطدم بعقبات إنتقال منظمات النمو كما هو الحال فى طريقة الإنحناء ، حيث أن بعض منظمات النمو لا تنتقل فى الحال كما هو حادث فى أندول حمض الخليك (IAA) ، وبالتالى لا يمكن استخدام طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان لمثل منظمات النمو هذه[1] . إلا أن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان أكثر حساسية للتركيزات المنخفضة للأوكسين عن تلك التى توجد فى اختبار

(١) بمعنى أدق فإن طريقة انحناء غمد ريشة الشوفان هى أنسب الطرق لتقدير الـ IAA فقط .

قطاعات غمد ريشة الشوفان وبالتالى فإن طريقة الانحناء أفضل فى هذا الشأن خاصة فى المستخلصات النباتية حيث توجد كميات قليلة جداً من الأوكسين ، ولإدراك وجود الأوكسين فى هذه الحالات لابد من استخدام اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان .

وخطوات إجراء اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان كالآتى :

١ - تنبت حبوب (ثمرة برة caryopsis) الشوفان لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف فيكتورى Victory)وإنماؤها فى الظلام عند ٢٥° م ورطوبة نسبية حوالى ٨٥٪ ، ولا يسمح إلا بإضاءة حمراء ضعيفة فى غرفة النمو .

٢ - وعندما يصل طول غمد الريشة إلى حوالى ٢٥ إلى ٣٠ مم ، فتجمع البادرات ثم تزال القمة الطرفية لمسافة ٤ مم ثم يُقطع باقى غمد الريشة إلى قطاعات طول كل منها من ٣ إلى ٥ مم .

٣ - جميع القطاعات تغمس فى ماء مقطر لمدة لا تقل عن ساعة ثم توزع عشوائياً إلى أطباق بترى تحتوى على ٢٠ سم^3 من محلول الإختبار .

٤ - وبعد تحضينها لفترات ١٢ أو ٢٤ أو ٤٨ ساعة على درجة ٢٥° م فإن القطاعات تقاس باستخدام ميكروسكوب تشريح مزود بمنظار ذو تدريج دقيق خاص[١] . لو أن معدل النمو مناسب فإن ١٢ ساعة من التحضين كافية ، ولو أن النمو غير مناسب فيمكن أن تطول فترة التحضين إلى ٢٤ أو ٤٨ ساعة .

وجد أن استجابة قطاعات غمد ريشة الشوفان فى هذا الإختبار تتناسب مباشرة إلى لوغاريتم تركيز منظم النمو المستخدم (أنظر علامة المنحنى مع الجرعات فى شكل ١٧ - ٤) . هذه العلاقة عكس اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان والتى فيها تتناسب الاستجابة للنمو مباشرة مع كمية الأوكسين المستخدم . وعلى ذلك فإن طريقة الإنحناء أكثر حساسية ولكنها ترتبط بمدى تركيزات منخفضة .

اختبار إنحناء ساق البسلة المنشقة Split Pea Stem Curvature Test

أول من وصف اختبار إنحناء الساق المنشقة للبسلة هو وينت Went(67) فى عام

(١) يمكن أن يستخدم هنا طريقة تسجيل النتائج بإستخدام ورق التصوير الحساس لظل القطاعات كما هو الحال فى تسجيل نتائج إختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان .

١٩٣٤ وهذه الطريقة تعتمد على اختلاف الإستجابة للنمو كما هو الحال فى اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان . يؤخذ قطاع من ساق بادرة البسلة لسلالة نقية (على سبيل المثال صنف آلاسكا Alaska) ويشق طولياً ثم يعوم فى محلول الإختبار . فى بادى الأمر يحدث إنحناء سالب (أى إنحناء إلى الخارج) وذلك بسبب امتصاص خلايا القشرة الداخلية على السطح المقطوع للماء . وتستجيب خلايا البشرة للأوكسين حيث تستطيل الخلايا فى الطول ولا يحدث زيادة فى عرضها ، أما خلايا القشرة فإنها تستجيب للأوكسين حيث تنمو (تستطيل) عرضياً عن كونها تنمو (تستطيل) فى الطول . وبالتالى بعد فترة التحضين ومع التركيز الفسيولوجى للأوكسين فينتج الإنحناء الموجب . ومع مدى معين فإن استجابة الأصناف المنشقة من الساق تتناسب تقريباً مع لوغاريتم تركيز الأوكسين المستخدم .

وخطوات إختبار انحناء الساق المنشقة للبسلة كما يأتى :

١ - تنبت بذور البسلة وتنمو بادراتها فى الظلام لمدة ثمانية أيام . تعرض البادرات لمدة ثلاث ساعات للضوء الأحمر يومياً لزيادة حساسيتها للأوكسين .

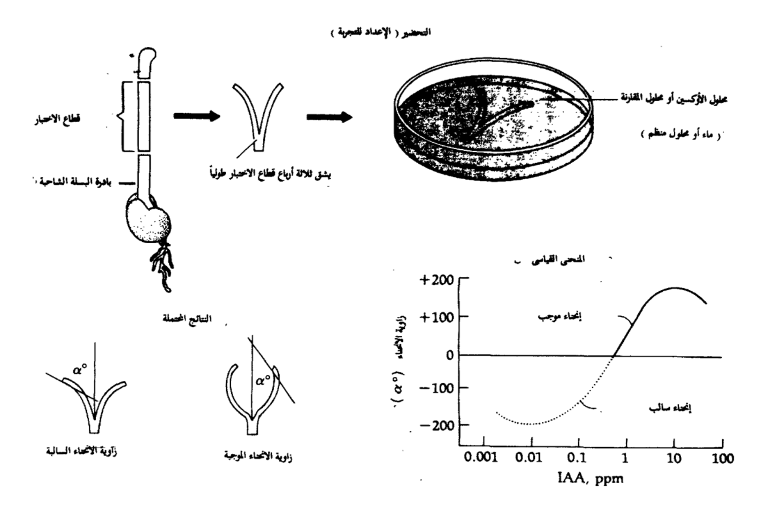
٢ - ثم تُجمع السيقان وتزال قمتها ثم يُزال قطاع طوله حوالى ١ سم طولاً بين السلامية الثانية والثالثة وهو المستخدم فى الاختبار .

٣ - ثم يغمس القطاع فى ماء مقطر لمدة ساعة لإزالة أى أوكسين طبيعى يمكن أن يوجد فى قطاع الساق .

٤ - ثم يشق القطاع طولياً وبعمق ٠,٧ سم ثم يوضع فى طبق بترى محتوى على ٢٥ سم٣ محلول الأوكسين ، وعادة ما يوضع من خمس إلى ست قطاعات فى الطبق البترى فى الطرق العادية .

٥ - بعد فترة التحضين التى تتراوح فى حدود ست ساعات يسجل إنحناء قمة الساق المنشقة .

وكما هو الحال فى اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان فإن انتقال الأوكسين لا يشترك فى اختبار إنحناء ساق البسلة المنشقة ، وبالتالى فمنظمات النمو التى لا تنتقل بسهولة فى الأنسجة النباتية يمكن قياسها بطريقة إنحناء ساق البسلة المنشقة .



شكل ١٧ – ٥ : اختبار قطاعات ساق البسلة المنشقة .

Redrawn from L.J. Audus. 1959. Plant Growth Substances. New Yourk: Interscience Publishers.

اختبار تثبيط جذر حب الرشاد Cress Root Inhibition Test

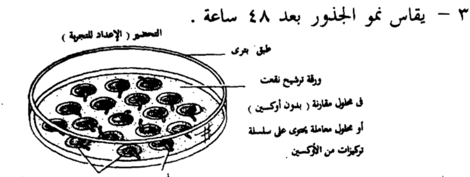
تعتبر الجذور أكثر حساسية للأوكسين عن الساق ، وفى الحقيقة فإن الجذور تُثبط بتركيزات الأوكسين والتى فى العادة تشجع نمو الساق . إلا أنه عند التركيزات المنخفضة جداً من الأوكسين ربما يمكن استمالة نمو الجذر . وعلى ذلك فإن قيمة اختبار تثبيط جذر حب الرشاد (أنظر شكل ١٧ – ٦) يكمن فى أن التركيزات المنخفضة للغاية من الأوكسين ، كتلك التى توجد فى المستخلصات النباتية يمكن قياسها .

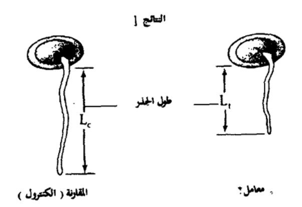
وخطوات اختبار تثبيط جذر حب الرشاد كمايلى :

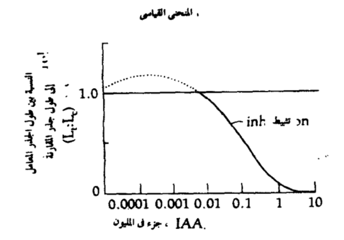
١ – تعقم البذور ثم تُنبت على ورقة ترشيح مبللة بالماء .

٢ - وعندما يصل طول الجذور إلى الطول المناسب توضع فى أطباق بترى محتوية على ١٥ سم٣ من محلول الاختبار .

٣ - يقاس نمو الجذور بعد ٤٨ ساعة .







شكل ١٧ - ٦ : إختبار تثبيط جذر حب الرشاد L_c = طول جذر بادرة المقارنة فى نهاية فترة الإختبار ، L_t = طول جذر البادرة المعاملة فى نهاية فترة الإختبار .

Redraun from L.J. Audus. 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

يوجد العديد من طرق التقدير الحيوى الأخرى بعضها ذا استخدام خاص ومعين أما البعض الآن فهو ذات تطبيق عام ، إلا أن طرق التقدير الحيوى التى ذكرت هنا هى أكثرها استخداماً بصفة عامة . ومن الطرق الأربع التى ذكرت فإن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان أفضلها للتقديرات الكمية إلا أنها تختص بالمركبات التى تنتقل بسرعة بطريقة قطبية . أما فيما يختص باختبارات قطاعات غمد ريشة الشوفان وقطاعات ساق البسلة المنشقة فإنها تصلح تحت ظروف مدى واسع من التركيزات ، إلا أنهما لا يستخدمان للتقديرات الكمية للتركيزات المنخفضة من الأوكسين كتلك التى توجد فى المستخلصات النباتية . أما اختبار تثبيط جذر حب الرشاد فهو أكثر حساسية عن اختبار انحناء غمد ريشة الشوفان حيث أنه يمكن أن يبين التركيزات المنخفضة جداً وللغاية من الـ IAA . إلا أن الاختلافات البسيطة فى تركيزات الأوكسين لا يمكن إدراكها باختبار تثبيط الجذر حيث أن استجابتها ذات نسبية تقريبية للوغاريتم تركيز الأوكسين .

تعريفات Definitions

يوجد منذ اكتشاف وتحديد الخواص الكيمائية للأوكسين كميات واسعة جداً من الأبحاث فى حقل منظمات النمو النباتية . وهذا الكم الحائل من الأبحاث أوجدت عدداً من المركبات التركيب صناعية Synthetic **بجانب المركبات الطبيعية** natural compounds والمشابهة لأندول حمض الخليك (IAA) فى نشاطها الفسيولوجى . دعنا الآن نتناول بعض الاصطلاحات المرتبطة بمنظمات النمو فى النباتات . فى معظم الحالات تتشابه المركبات الصناعية مع الأوكسين الطبيعى . وأيضاً يوجد العديد من المركبات المكتشفة التى تمنع تأثير منظمات النمو . وبسبب عدد المركبات النشطة حيوياً المنتجة والتداخل فى الإصطلاحات التى يمكن أن تنشأ عنها ، فقد أدى ذلك إلى أن عُهِد إلى الجمعية الأمريكية للفسيولوجيين النباتيين American Society of Plant Physiologists أن تقترح التعريفات التالية (63) :

١ - **منظمات النبات** Plant regulators - هى مركبات عضوية غير المغذيات والتى بكميات صغيرة تشجع promote ، أو تثبط inhibit ، أو بمعنى آخر تحور modify العمليات الفسيولوجية فى النبات .

٢ – **الهرمونات النباتية** plant hormones, or phytohormones – هى منظمات تنتجها النباتات ، والتى بكميات صغيرة تنظم العمليات الفسيولوجية النباتية . وتتحرك الهرمونات عادة خلال النبات من أماكن إنتاجها إلى أماكن عملها .

٣ – **منظمات النمو** Growth regulators – **أو مواد النمو** growth substaneces – هى منظمات تؤثر على النمو .

٤ – **هرمونات النمو** growth hormones – هى تلك الهرمونات التى تنظم النمو .

٥ – **منظمات التزهير** Flowering regulators – هى منظمات تؤثر على الإزهار .

٦ – **هرمونات التزهير** Flowering hormones – هى الهرمونات التى تبدأ فى إنشاء مُنْشِئاتْ الأزهار أو تشجع إنمائيتها .

٧ – **الأوكسين** Auxin – هو تعبير عام للمركبات التى تتميز بقدرتها فى استحثاث استطالة خلايا المجموع الخضرى . والأوكسينات تشابه أندول – ٣ – حمض الخليك فى الفعل الفسيولوجى . وربما لها تأثير بجانب الإستطالة وهذا حقيقى فعلاً ، إلا أن الاستطالة تعتبر الحد الفاصل والأساسى . وهى أحماض بصفة عامة لها أنوية حلقية غير مشبعة unsaturated cyclic nucleus أو مشتقات من هذه الأحماض .

٨ – **مُوَلدات الأوكسين** Auxin precursors – هى مركبات يمكن أن تتحول داخل النبات إلى الأوكسينات .

٩ – **مضادات الأوكسينات** Antiauxins – هى مركبات تثبط فعل الأوكسينات .

الأوكسينات الصناعية Synthetic Auxins

بمجرد اكتشاف النشاط الأوكسينى وعزل وتحديد صفات أندول حمض الخليك (IAA) فقد بدأ العلماء بأبحاث مكثفة على مركبات كيمائية مشابهة لد IAA ولها نشاط أوكسينى . فقد أوجدت هذه البحوث مركبات عديدة جداً خلاف مشتقات الأندول ، مثل أندول – ٣ – حمض البيوتيرك indole-3- butyric acid (73) ، وأندول – ٣ – حمض البروبيونيك indole - 3 - propionic acid والتى أظهرت نشاط فسيولوجى مشابه لد IAA . وقد خلق العلماء مركبات أخرى مشابهة فى نشاطها (ولذلك فقد سميت بالأوكسينات) ولكنها ليست مشابهة فى التركيب الكيمائى لد IAA . ومن بين

هذه المركبات الأكثر شهرة فى نشاطها هى الفا وبيتا نفثالين حمض الخليك α-and β-
α-naphthoxyacetic acid ، والفانفثوكسى حمض الخليك naphthalene acetic acid
(30) ، وفينوكسى حمض الخليك Phenoxyacetic acid (72) ومشتقاتها (مثلاً أحماض
كلوروفينوكسى Chlorophenoxy acids) وأحماض البنزويك benzoic acids وحمض
البكولينك Picolinic acid (أنظر شكل ١٧ — ٧) . والعديد من هذه المركبات
مبيدات حشائش (مبيدات عشبية) herbicides والتى تستخدم بنجاح فى الزراعة
الحديثة . وفى معظم الحالات فإن المركبات ذات النشاط الأوكسينى تحت التركيزات
المنخفضة تصبح سامة نباتياً Phytotoxic تحت التركيزات المرتفعة نسبياً . وأول مبيدات
الحشائش الإختيارية (النقادة (الإنتقائية) selective herbicides) المكتشفة والمستخدمة
على نطاق واسع هى ٤،٢ ثنائى كلوروفينوكسى حمض الخليك 2,4-
Dichlorophenoxyactic acid ومشتقاته . هذه المركبات ذات فعالية أوكسينية عالية
جداً .

لم يكن قبل اكتشاف زيمرمان وهيتشكوك Zimmerman and Hitchcockc (72)
للنشاط الأوكسينى لفينوكسى حمض الخليك فقد بدأت سلسلة من الأبحاث عن تأثير
إحلال المجموعات المختلفة فى الحلقة أو السلسلة الجانبية فى الأوكسين وفعل الإبادة
العشبية الذى قدر حق تقدير بحق . فقد وجد أن طبيعة مجموعات الإحلال ومكان
الإحلال لها تأثير على نشاط المركب . ويمكننا أن نجد مثلاً جيداً لإحلال ذرة الكلورين
فى أوضاع مختلفة على حلقة الفينيل لفينوكسى حمض الخليك (أنظر شكل ١٧ — ٨) .

وبسبب الخاصية الاختيارية النقادة للمبيدات العشبية فإن أحماض الفينوكسى حمض
الخليك خاصة 2,4-D ، ٢ ، ٤ ، ٥ — ثلاثى كلوروفينوكسى حمض الخليك (2,4,5,-T)
2,4,5- Trichlorophenoxyactic acid قد استخدمت على نطاق تجارى واسع فى الثلاثين
عاماً المنصرمة . وقد تطورت بسبب احتمال فائدتها فى الحرب الكميائية . وفى الحقيقة
فقد استخدمت خلال أوائل الستينات كمُسقِطات للأوراق defoliants . وهى ثابتة
جداً ولا تخضع إلى التحلل فى النباتات بواسطة نظام إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA- oxidase
enzyme system) والذى عادة ما يسبب تحلل الـ (IAA) . وبالتالى فإن فينوكسى
أحماض الخليك لها تأثير نقاد على النباتات ذات الأوراق العريضة لذوات الفلقتين عند
تركيزات منخفضة نسبياً . وبالرغم من أن صور مركباتها تحتوى على الأحماض الحرة ،
إلا أن الأملاح وأملاح الأمين هى أكثرها شيوعاً فى التحضيرات الفعالة (لل 2,4,5-T)

Indoles

$CH_2—CH_2—CH_2—COOH$ (indole ring, N, H)

indole-3-butyric acid

CH_2CH_2COOH (indole ring, N, H)

indole-3-propionic acid

Benzoic acids

COOH, Cl, Cl, Cl

2,3,6-trichlorobenzoic acid

COOH, Cl, OCH_3, Cl

2-methoxy-3,6-dichlorobenzoic (dicamba)

Naphthalene acids

CH_2COOH

α-naphthalene acetic acid

CH_2COO

β-naphthalene acetic acid

Chlorophenoxy acids

$O—CH_2COOH$, Cl, Cl, Cl

2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid (2,4,5-T)

$O—CH_2COOH$, Cl, Cl

2,4-dichlorophenoxyaceti acid (2,4-D)

Naphthoxy acid

$O—CH_2COOH$

α-naphthoxyacetic acid

Picolinic acid

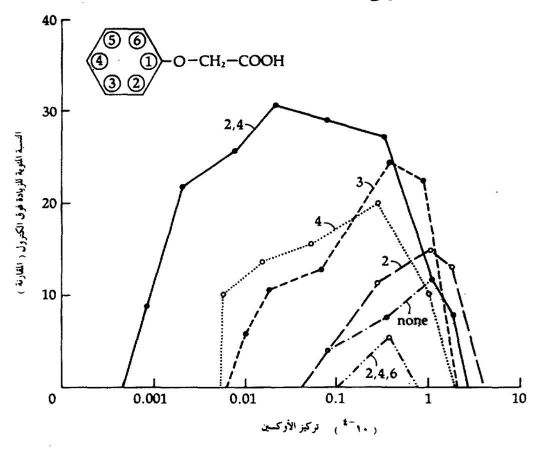
Cl, N, COOH, Cl, Cl, NH_2

4-amino-3,5,6-trichloropicolinic acid (tordon or pichlorm)

Figure 17–7. Types of synthetic auxins.

ل ١٧ – ٧ : صور من الأوكسينات الصناعية .

حيث تتضمن عدداً من الاسترات (esters) . على سبيل المثال[1] "agent orange" الذى استخدم فى الحرب الفيتنامية كمُسقِط للأوراق ما هو إلا خليط فعال للحمض الحرّ من 2,4-D وإسترات البيوتيل للـ n- butyl ester of 2,4,5-T (2,4,5-T) . إلا أن التفاعلات المستخدمة فى تخليق الـ 2,4,5- T والفينولات الكلورينية الأخرى قد عُرفت كمصادر محتملة لمركبات ثانوية عديدة مثل الكلورودى أوكسينات والضارة للإنسان والحيوانات الأخرى . ومن المركبات الجانبية الثانوية على وجه الخصوص 2,3,7,8- tetrachlorodibenzo- para-dioxin (TCDD) وهى أكثر المواد المعروفة سمية .



شكل ١٧ – ٨ : تأثير التركيزات المختلفة من مركبات الفينوكسى الكلورينية لحمض الخليك على إختبار قطاعات الشوفان . والأرقام المسجلة على المنحنيات تمثل وضع الكلورين المُستبدل على حلقة الفينيل

عن : From R.M. Muir et al 1949. Plont Physiol. 24:359.

---

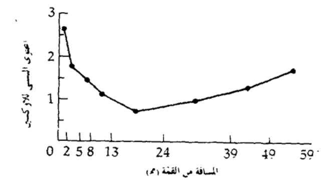
(١) هذا الإسم يعنى عربياً « عامل البرتقال » وهو إسم مستعار للمواد الفعالة التى ذكرت والمبيدات العشبية بصفة عامة هى إحدى أنواع الحرب الكميائية التى تقضى على الزرع .

ومن المحتمل وجود مثل هذه المركبات فى تحضيرات فينوكسى حمض الخليك ولذلك
. 2,4,5 T و 2,4,-D تقييم وتنظيم الـ Moore(41) أهميته العظمى[1]. ولقد لخص موور

TCDD

توزيع الأوكسين فى النبات Distribution of Auxin in the Plant

توجد أعلى تركيزات الأوكسين فى القمة النامية للنبات ، وهذا يعنى أن أعلى التركيزات توجد فى قمة غمد الريشة ، وفى البراعم وفى القمم النامية للسيقان والأوراق الحديثة النامية والجذور . كما وجد أيضاً أن الأوكسين ينتشر ويتوزع باتساع خلال النبات وبدون شك من خلال انتقاله من المناطق المرستيمية كما هو مبين بواسطة ثيمان



شكل ١٧ – ٩ : توزيع الأوكسين فى بادرات الشوفان الشاحبة ظلامياً etiolated Avena seedlings .
From K.V. Thimann. 1934. J.Gen, Physiol. 18:23. Redrawn from A.C.Leopold. 1955. Auxins and Plant Growth. Los Angeles: University of California Press.

---

(١) وعلى ضوء ذلك فقد بطل استخدام مثل هذه المبيدات العشبية فى المزارع الأوروبية والأمريكية نظراً لوجود مركبات ثانوية عديدة سامة جداً للإنسان والحيوان فى مثل هذه المبيدات العشبية كشوائب .

Thimann (59) . وفى تقديره لمحتوى الأوكسين فى المناطق المختلفة لبادرة الشوفان (أنظر شكل ١٧ — ٩) فإن تركيز الأوكسين يتناقص باستمرار من القمة إلى قاعدة غمد الريشة كلما ابتعدنا عن القمة فى اتجاه القاعدة ، وأعلى محتوى يوجد فى القمة وأقل كمية توجد عند القاعدة ، ثم تستمر من قاعدة غمد الريشة على طول الجذر ، فقد وجدنا زيادة مطردة من المحتوى الأوكسينى حتى تصل إلى ذروتها عند قمة الجذر . وتركيز الأوكسين التى توجد عند قمة الجذر بالرغم من ذلك تقترب من التركيز الموجود فى قمة غمد الريشة . ومنذ الأبحاث المبكرة لثيمان فقد أجريت عديد من الدراسات على توزيع الأوكسين (61, 64) قد أثبتت وجود انتشار الأوكسين الواسع فى النبات .

الأوكسين الحر ونقيضه المرتبط Free Versus Bound Auxin

يوجد نوعات عامان من الأوكسينات فى النباتات ، الحرة والمرتبطة . تتضمن الأوكسينات الحرة تلك الأوكسينات القابلة للإنتشار ، والتى تتحرك خارجة من النسيج فى الحال (على سبيل المثال الأوكسينات التى تنتشر خارجة من قمة غمد الريشة إلى الآجار) ، وتلك الأوكسينات التى يمكن استخلاصها فى المذيبات المختلفة (على سبيل المثال داى إيثيل إيثر (diethyl ether عند درجة صفر إلى ٥ م°) . وعلى النقيض ، الأوكسينات المرتبطة هى تلك الأوكسينات التى تتحرر (تنطلق) من الأنسجة النباتية بعد تعرضها إما للتحلل المائى hydrolysis أو بالتحلل الذاتى autolysis أو التحلل الإنزيمى enzymolysis . على سبيل المثال تسخين أوراق السبانخ فى محلول قلوى ضعيف أو معاملتها بالإنزيمات المحللة مائياً للبروتين (حيث يمكن أن يترابط الأوكسين) تعطى كمية أكبر من الأوكسين عن تلك التى توجد فقط بالاستخلاص المباشر عند اتباع الطريقة العادية .

المركبات الأندولية الحرة خلاف الـ (IAA)

Free Indole Compounds Other Than IAA

أكثر المركبات الأندولية الحرة السائدة خلاف الـ IAA التى توجد فى مختلف النباتات هى أندول — ٣ — أسيتالدهيد Indole -3- acetaldehyde وأندول — ٣ — حمض البيروفيك Indole-3- pyruvic acid ، وأندول — ٣ — أسيتونيتريل Indole-3- acetonitrile ، وأندول — ٣ — إيثانول Indole-3- ethanol ، والتركيب الكميائى لهذه المركبات موضح فيما يلى

CH_2CHO

N
H

indole-3-acetaldehyde (IAALD)

$CH_2—C≡N$

N
H

indole-3-acetonitrile (IAN)

$CH_2—C=O—COOH$
OH

N
H

indole-3-pyruvic acid

$CH_2—CH_2OH$

N
H

indole-3-ethanol

بالرغم من أن الباحثين قد عزلوا جميع هذه المركبات من النبات ، إلا أن معظم الدراسات ؤكد فكرة أن جميعها تتحول إلى IAA وجميعها غير ذى نشاط حيوى . على سبيل المثال نزيم الدهيد دى هيدروجينيز aldehyde dehydrogenase هذا الإنزيم الذى يحفز تحول IAAL إلى IAA نشط فى الأنسجة والتى وجد فيها الباحثون IAALD . وبالمثل فقد وجد IA فى كلاً من العائلة الصليبية والعائلة النجيلية والتى يصاحبه فيهما إنزيم نيتريليز nitrilas والذى يشترك فى تحويل الـ IAN إلى IAA ، وبالتالى فإن هذه الحالات المتماثلة فى دى من النباتات يدل على أن الـ IAA هو الأوكسين الحر النشط الأعظم فى النباتات ، وق ذلك فإن الصور الحرة للأوكسين تستخدم بواسطة النبات فى عمليات النمو . بعض

الأوكسينات الصناعية (كيماويات لا توجد طبيعياً) النشطة ظاهرياً على ما يبدو تظل على الأقل جزئياً حرة عندما تمتص بواسطة النباتات . وربما مع ذلك تصبح مرتبطة أو تصبح غير سامة[١] .

الأوكسينات المرتبطة Bound Auxins

بعض الأوكسينات ترتبط مع مركبات الخلية والتى لا تسمح بسهولة استخلاص الأوكسين . والأوكسينات المرتبطة تمثل صور احتياطية أو مخزونة أو صور غير سامة . والمنتجات غير السامة غير نشطة بالتالى . وهى عادة ما تتكون من الـ IAA الزائد أو من المستويات العالية من الأوكسينات الصناعية والتى ربما تضاف إلى الأنسجة النباتية . واسترات جلوكوسيل الأوكسين Auxin glucosyl esters السائدة فى البذور هى من الأمثلة الأولية للأوكسينات المرتبطة الغير نشطة وحتى يتم انطلاق الـ IAA بالإنزيمات .

معقدات « الأوكسين – حمض أمينى auxin- amino acid » أو معقداته البروتينية والأسكربوجين ascorbigen والجلوكوبراسيسين glucobrassicin والتى وجدت فى نباتات العائلة الصليبية cruciferae (العائلة الخردلية[٢] Brassicaceae) ربما تكون منتجات موقوفة السمية (لا سمية لها[٣] detoxification) . وبالمثل بعض الأوكسينات الصناعية ربما ترتبط كمعقدات مع الأحماض الأمينية (والشائع الارتباط مع حمض الأسبرتك والجلوتاميك) وإسترات الجليكوسيل . وأكثر السكريات الشائعة ارتباطاً تتضمن الجلوكوز والأرابينوز) وأيضاً الإينوزيتول inositol وكحولات سكرية أخرى ربما تُكون معقدات مع مختلف الأوكسينات (أنظر شكل ١٧ – ١٠) .

---

(١) السمية هنا نسبية حيث تُستخدم كمبيدات عُشبية .

(٢) تم تغيير إسم العائلة الصليبية حالياً إلى العائلة الخردلية ضمن تغيير بعض أسماء العائلات النباتية التى لا ينتمى إسمها إلى أشهر جنس فيها ، وأشهر أجناس العائلة الصليبية القديمة التسمية هو جنس(Brassica)أى جنس الخردل لذلك فتمشياً مع تغيير هذا الإسم نرى تسميتها عربياً بالعائلة الخردلية .

(٣) الكثير من الأوكسينات خاصة الأوكسينات الصناعية تُستخدم كمبيدات حشائش أى لها تأثير سام وحتى الأوكسين الطبيعى إذا زاد تركيزه يكون ذو تأثير سام لذلك وجب التنويه هنا .

Thioglucoside

glucobrassicin → myrosinase → indole-3-acetonitrile → nitrilase (+ 2 HO, − NH_4^+) → indole-3-acetic acid

Glycosyl esters

indoleacetyl β-L-arabinose

alkaline hydrolysis or organic solvent extraction

indoleacetyl β-D-glucose

indoleacetyl-2-O-*myo*-inositol

indoleacetyl-2-O-*myo*-inositol arabinoside (galactoside)

arabinose (galactose)

IAA Peptides

indoleacetylaspartate

indoleacetylglutamate

شكل ١٧ – ١٠ : صور الأوكسين المرتبطة .

التمثيل الحيوى لأندول – ٣ – حمض الخليك Indole-3- Acetic Acid Biosynthesis

فى السنوات الأولى من دراسة الأوكسين ، وجد بونر Bonner (6) أن عفن فطر الريزوبس (Rizopus suinus) ، والذى كان فى هذا الوقت من أفضل مصادر الحصول على الأوكسين الطبيعى ، يزيد من خروج الأوكسين الطبيعى لو نُمىَ فى بيئة تحتوى على الببتون. هذه

الزيادة فى الإمداد بالأوكسين بدون أدنى شك تحدث خلال أكسدة الأحماض الأمينية للببتون . وبعد ثلاث سنوات ، وجد ثيمان Thimann (60) أن هذا العفن يمكن أن يحول الحمض الأمينى تربتوفان Tryptophan إلى IAA . وحتى اليوم يعتبر التربتوفانُ المنشىء الأوَلى للـ IAA فى النبات .

وتمثيل الأوكسين خلال طرق الفصل الطويلة يعتبر مصدراً للخطأ فى الأبحاث الأولى لد IAA . فقد وجد الباحثون أن غليان العينات النباتية (25) أو الاستخلاص تحت درجات الحرارة المنخفضة (70) لها تأثير محدد فى تخليق الـ IAA . هذه الاكتشافات أعطت تأييداً للافتراض الذى نادى به سكوج وثيمان Skoog and Thimann (57) أن إنتاج الأوكسين ما هو إلا عملية إنزيمية . وفى النهاية قد استخلص نظام إنزيمى يستطيع تحويل التربتوفان إلى IAA بواسطة ويلدمان وفيرى وبونر Wildman, Ferri, and Bonner (69) من أوراق السبانخ . والإنزيمات المصاحبة لتحويل التربتوفان إلى IAA فى غمد ريشة الشوفان لها نفس توزيع الـ IAA . فهذه الإنزيمات لها كميات كبرى عند القمة ثم يتناقص تركيزها باطراد فى اتجاه القاعدة .

شكل ١٧ - ١١ يوضح سلسلة التخليق الحيوى والتى فيها يتحول التربتوفان إلى IAA . وجد جوردون ونيفا Gordon and Nieva (23) لو أن أقراص الورقة أو المستخلص الخام لأوراق الأناناس pineapple حُضنت مع التربتوفان أو التربتامين أو أندول حمض البيروفيك فيتكون الـ IAA . وقد اقترحا أن الـ IAA يمكن أن يتكون من التربتوفان خلال طريقين مختلفين : أولهما من خلال نزع مجموعة الأمين deamination من التربتوفان حيث يتكون أندول حمض البيروفيك حيث يتبع ذلك نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من أندول حمض البيروفيك حيث يتكون أندول أسيتالدهيد ، أما الطريق الثانى فيبدأ أولاً بنزع مجموعة الكربوكسيل من التربتوفان حيث يتكون التربتامين ثم يتبع ذلك نزع مجموعة الأمين من التربتامين حيث يتكون أندول أسيتالدهيد . فى كلا الطريقين يكون الناتج النهائى لهذه الخطوات هو أندول أسيتالدهيد ، وبالتالى لا بد أن يعتبر هذا المركب هو المركب الوسطى المُولد (Precurosr) للـ IAA فى النباتات . إحدى أو كلا الطريقين قد اكتشفا فى عديد من المادة النباتية (36, 42,45) . سجل شيرون Sherwin (53) فى بادرات الخيار Cucumber وجود إنزيم نزع الكربوكسيل التربتوفانى Tryptophan decarboxylase ، ذلك الإنزيم الذى يساعد على تحويل التربتوفان إلى التربتامين tryptamine فى هذه النباتات ، وبالإضافة إلى ذلك فقد أكتشف نشاط

إنزيم نقل الأمين التربتوفانى فى عديد من الأنواع النباتية بواسطة ترويلسن Truelsen (62) . يعتقد أن أندول حمض البيروفيك ينشأ من التربتوفان عن طريق نقل الأمين . ثم يتأكسد أندول أسيتالدهيد فى الحال لتكوين الـ IAA . هذا وقد أوضحت أبحاث الباحثون التى استخدم فيها تحضيرات إنزيمية خام من مصادر نباتية مختلفة حدوث هذه التحولات المختلفة .

توجد اقتراحات استمرت لعدة سنوات مؤداها أن التربتوفان ليس هو مُنْشِىء حلقة الأندول للـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فإن تكوين الـ IAA (الموضحة فى شكل ١٧ - ١١) معترض عليها ومشكوك فيها وذلك لاحتمال حدوث تلوث بالبكتريا المنتجة للـ IAA المصاحبة لهذه النباتات تحت الظروف التجريبية . إلا أن احتمال التلوث البكتيرى والذى يترتب عليه إحتمال إعطاء نتائج مضللة قد تم السيطرة عليه باستخدام الطرق التجريبية الحديثة ، والتى فيها تعامل النباتات بالمضادات الحيوية أو إنماء تلك النباتات معقمة ، وتحت هذه الظروف المُستخدمة ما زالت تلك النباتات تحول التربتوفان إلى الـ IAA . بالإضافة إلى ذلك فالإنزيمات الموضحة فى شكل ١٧ - ١١ يمكن استخلاصها من النباتات النامية المعقمة واستخدامها فى المعمل بعيداً عن النبات فى تحويل التربتوفان فى أنابيب الاختبار إلى الـ IAA .

والوجود الطبيعى لأندول - ٣ - أسيتونيتريل (IAN) فى بعض النباتات قد رجح طريق آخر للتخليق الحيوى للأوكسين ، ففى بعض الأنواع النباتية فإن IAN اللاأوكسينى النشاط يمكن أن يتحول فى الحال إلى IAA فى وجود إنزيم نيتريليز Nitrilase . وبالإضافة إلى ذلك التكوين الكميوحيوى للأوكسين فى البذور النابتة فيمكن أن تختلف عن ذلك فى الأوراق وقمم أغماد الريشة والمناطق النامية الأخرى للنبات . وبالرغم من ذلك ما لم يحسم هذا التضارب بتجارب جديدة إضافية لهذا الاختلاف فإن الطريق الموضح فى شكل ١٧ - ١١ هو أفضل الملاحظات المتاحة اليوم للتمثيل الحيوى للأوكسين .

انتقال الأوكسين Auxin Transport

التجارب التى أجراها كلاً من داروين Darwin وبويزن جنسن Boysen- Jensen والتى وضحت تحرك المحفز (الأوكسين) النشط من قمة غمد الريشة إلى قاعدتها ، أدت إلى

tryptophan

tryptophan decarboxylase (CO_2)

tryptophan transaminase (NH_3, $\frac{1}{2}O_2$)

tryptamine

indole-3-pyruvic acid

amine oxidase (NH_3, $\frac{1}{2}O_2$)

indolepyruvate decarboxylase (CO_2)

indole-3-acetaldehyde

indoleacetaldehyde dehydrogenase ($\frac{1}{2}O_2$)

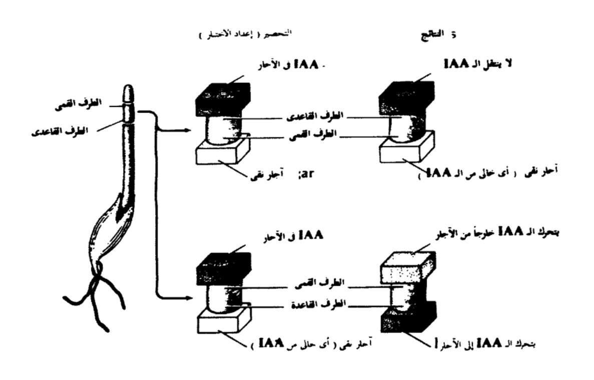
indole-3-acetic acid

شكل ١٧ - ١١ : طرق تمثيل الأوكسين من التربتوفان .

افتراض الباحثون الآخرون بأن انتقال هذا المحفز يكون قطبياً Polar . والتجارب المبكرة التى قام بها كلاً من وينت (67) Went وباير (4) Bayer أكدت هذه الخاصية ولقد استمر الاعتقاد لعدة سنوات تالية أن انتقال الأوكسين فى النبات قطبى مُطلق . وقد اعتقد الباحثون أن هذا الانتقال قاعدى الطراز basipetal fashion وهذا يعنى أن انتقال الأوكسين

يتم من القمة المورفولوجية إلى القاعدة المورفولوجية (أنظر شكل ١٧ – ١٢) . وقد دلت الأبحاث الأولى على الحركة فى النبات plant movements (الانتحاءات) أيضاً على وجود التحرك الجانبى lateral movements .

وبالرغم من أن الحركة القاعدية تبدو سائدة فى غمد الريشة وبعض السيقان إلا أن جاكوبس Jacobs (31) وجد فى قطاعات ساق الكوليوس Coleus stem أن نسبة الانتقال القاعدى إلى الإنتقال القمى acropetal (من القاعدة المورفولوجية إلى القمة المورفولوجية) لإنتقال الأوكسين هى ٣ : ١ على التوالى . وبالرغم من أن الانتقال إلى القمة هو فقط ثلث نظيره للانتقال القاعدى إلا أن هذا الانتقال حقيقة ومؤثراً .



شكل ١٧ – ١٢ : الإنتقال القطبى القاعدى (basipetal polar) لـ IAA فى قطاعات غمد الريشة .

انتقال الأوكسين فى المجموع الجذرى أيضاً قطبى . إلا أن الانتقال فى الجذور لا يشبه ذلك فى المجموع الخضرى ، فهو أساساً انتقال قمى . أظهرت أبحاث سكوت Scott (52) ملاحظات مرضية عن سيادة الحركة القمية للأوكسين فى الجذور ، تلك

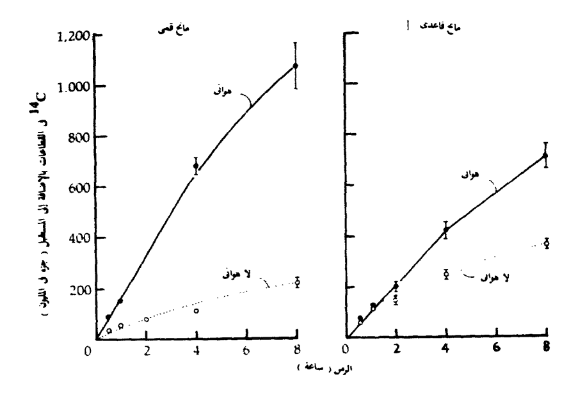
الظاهرة التى بدون أدنى شك لها تأثير فعال فى ميكانيكية نقل الأوكسين فى الانتحاء الأرضى للجذور وأيضاً بعض الأوكسين الذى ينتج فى الأوراق ينتقل عبر أنسجة اللحاء إلى الأجزاء الأخرى للنبات ، هذا الطراز من الانتقال بالتأكيد غير قطبى . فى النهاية وفى عدد من الدراسات أوضح جولد سميث (20, 21) Goldsmith جلياً أن حركة الأوكسين قمية كما أنها أيضاً قاعدية ، إلا أن الحركة القاعدية من المرجح أنها الطراز السائد .

يحدث انتقال الأوكسين فى أنسجة النبات بمعدلات عالية لدرجة استبعاد الإنتشار كميكانيكية رئيسية لهذا الإنتقال ، كما أن هناك سبب آخر لاستبعاد الإنتشار هى تلك الحقيقة فى أن الأوكسين فى النبات يمكن أن يتحرك ضد تدرج التركيز . سرعة انتقال الأوكسين تختلف باختلاف طرز النباتات المدروسة والظروف التى تقع تحتها ظروف التجارب . لاحظ الباحثون (46, 47, 49) معدلات سرعة تتراوح بين ٦,٤ مم/ ساعة إلى ٢٦ مم/ ساعة . فى حالة الإضافة الخارجية للأوكسينات إلى لحاء وخشب النباتات فإن سرعات الانتقال تكون عالية لتصل من ٤٠ إلى ٦٠ مم/ ساعة حيث يكون الانتقال فى هذه الحالة لا قطبياً .

الانتقال القطبى للأوكسين يبدو أنه يحتاج إلى الطاقة الأيضية . فالظروف اللاهوائية (43) أو المثبطات الأيضية (43) فى العادة تثبط انتقال الأوكسين . وكما هو متوقع من الظواهر التى يحكمها الأيض ، فإن الانتقال القطبى يحتاج إلى الأوكسجين ، وهو حساس للحرارة ويمكن أن يأخذ طريقه ضد تدرج التركيز . معظم الأوكسين الموجود فى قطاعات غمد ريشة الشوفان يبدو أنه يأخذ طريقه فى واحد من طريقين ، الطريق الأول يعتمد على الطاقة الأيضية والطريق الآخر خلال الانتشار (20, 21) .

يحدث التحرك القاعدى فى قطاعات الشوفان نتيجة لكلاً من الانتشار والانتقال الأيضى metabolic transport، أما التحرك القمى فيرتكز فقط على الانتشار . ويمكن لنا أن نوضح هذه الظاهرة بمقارنة انتقال الأوكسين فى القطاعات تحت الظروف الهوائية واللاهوائية . لو وضعنا القطاعات الاسطوانية لغمد ريشة الشوفان بين بلوكين من الآجار حيث يعمل البلوك العلوى كمُعطى أو كمَانح للأوكسين (وهو بالطبع يحتوى على أوكسين) ، أما البلوك القاعدى فيعمل كمُستقبِل للأوكسين (وهو عبارة عن آجار نقى لا يحتوى على أوكسين) ، فإنه يمكننا بوضوح أن نلاحظ الانتقال القاعدى (وذلك بالطبع يحدث تحت الظروف الهوائية أى فى وجود الأوكسجين) . إلا أننا إذا أجرينا التجربة السابقة تحت الظروف اللاهوائية فلا يستمر الانتقال القطبى طويلاً ،

وجميع تحرك وانتقال الأوكسين يقع تحت تأثير الانتشار السالب (20) . شكل ١٧ - ١٣ يوضح مقارنة بين الانتقال القاعدى والانتقال القمى تحت تأثير الظروف الهوائية والظروف اللاهوائية . لاحظ أنه تحت الظروف اللاهوائية فإن التحرك القاعدى لا يختلف كثيراً عن التحرك القمى . وأيضاً الانتقال القمى للأوكسين فى أغماد الريشة والمجموع الخضرى يبدو أنه يرجع إلى الانتشار وبالتالى فهذا الانتقال **لا أيضى** .



شكل ١٧ - ١٣ : مقارنة بين الظروف الهوائية واللاهوائية على الكمية الكلية التى تحصل عليها قطاعات من غمد ريشة الشوفان وذلك سواء من مائع قمى أو مائع قاعدى يحتوى على أندول حمض الخليك (IAA) ذو كربوكسيل مُعلَم بالكربون ١٤ المُشع (^{14}C) (تركيزه 10^{-5} M)

From M.H.M. Goldsmith 1966. Plant Physiol 41:15.

والميكانيكية الحقيقية المسئولة عن انتقال الأوكسين ما زالت غير معروفة . اقترح عديد من الباحثين فى الماضى أن اختلاف الجهود الكهربية بين قمة وقاعدة غمد الريشة يتحكم فى انتقال الأوكسين (40, 51) . يعتبر وينت Went أول من اقترح أن الاستجابية الانتحائية لابد أن تتسبب عن الاختلاف فى الجهد الكربى . وطبقاً لهذه النظرية فإن قاعدة غمد ريشة الشوفان ذات كهربية موجبة أكثر more electropositive عن القمة ، والجانب المظلم فى حالة الإضاءة الجانبية لغمد الريشة ذا كهربية موجبة أكثر عن الجانب

المضاء لهذا الغمد ، وفى الغمد الموضوع أفقياً فإن الجانب السفلى أكثر إيجابية كهربية عن الجانب العلوى . وفى كلٍ من هذه الحالات والأوضاع فإن انتقال الأوكسين يكون ناحية وفى اتجاه الشحنات الموجبة الأعلى . والاعتراض القوى على هذه النظرية والذى يهدمها من أساسها ، هو أنه عند تعريض غمد الريشة لمجال كهربى خارجى فإن الإنتحاء الابتدائى يكون فى اتجاه وناحية القطب الموجب للشحنات الخارجية المُضافة (51) ، وهذه الحركة عكس اتجاه حركة الانتحاء الطبيعى ، والذى يكون فى اتجاه جانب الشحنات السالبة . كما تدل أيضاً الملاحظات الحديثة أن انحدار تدرج الجهد الكهربى فى أنسجة غمد الريشة بعد محفز انتحاء ضوئى أو انتحاء أرضى مناسب يبدو أنه يزداد كنتيجة لهجرة الأوكسين إلى مكان فى النسيج أكثر من ذلك قبل الهجرة . وبالتالى فإن الأوكسين نفسه يبدو أنه يشجع اختلاف الشحنات . إلا أن إحدى الأفكار الماكرة تلك التى اقترحها سكوت (52) Scott وتبين هذه الفكرة فى أن امتزاج تغيرات نفاذية الغشاء والمجال الكهربى الذى يُحفز بفعل الأوكسين تدفع الأوكسين المُنتقل إلى أسفل غمد الريشة .

اقترح ليوبولد وهال (38) Leopold and Hall أن الانتقال القطبى للأوكسين فى أغماد الريشة يرجع إلى إفراز الأوكسين من النهاية القاعدية للخلية . وقد حسبا وقدرا صافى كمية الأوكسين المتحركة قاعدياً خلال ركن خلية غمد الريشة يزيد عن ذلك للتحرك القمى بـ ٣٪ ، وبالتالى بعد التحرك لمسافة ٤ مم (حوالى ٣٠ خلية) للنسيج فإن الأوكسين الذى يوجد فى النهاية القاعدية ، أو المستقبل (مثلاً بلوك الآجار) لا بد أن تكون ٥٤ ضِعف ذلك الموجود فى نهاية القمة . وتحت نفس هذه الظروف لو أن ٥٢,٥٪ للأوكسين الكلى قد أفرزت من نهاية القاعدة لكل خلية فى ترتيب قائمة ١٠٠ خلية وبالتالى أكثر من ١٠٠٠٠ مرة أكثر من الأوكسين لا بد أن تتراكم فى نهاية القاعدة عن ذلك فى نهاية القمة (فى اتجاه القمة) لهذه القائمة .

والتأمل والتفكر الذى عاش فى أن الـ IAA ربما ينتقل عبر الغشاء فى نهاية قاعدة الخلية وذلك عن طريق تكوين معقد مع حامل متخصص موجود فى الغشاء . وبعد التحرك فى اتجاه الخارج فإن الـ IAA ينطلق ويتحرك بحرية إلى الخلية التالية . وبالتالى فإن اتجاه انتقال الأوكسين ربما يتحدد بمكان الحامل وخاصة إذا كان الغشاء الخلوى العلوى لا يحتوى على الحامل وأيضاً إذا كانت خواص النفاذية تفضل ولا تعيق مرور الـ IAA فقط فى اتجاه القمة . وتحتاج دراسة انتقال الأوكسين إلى ملاحظات مباشرة وكفا لهذه التخمينات .

هدم وإتلاف الأوكسين Destruction of Auxin

بمجرد إنتاج الأوكسين فإن الجزء المُستخدم Compartmentalization (حر أو مرتبط) والانتقال transport والاستخدام utilization للأوكسين غاية فى الأهمية لنمو النبات ، وعدم تنشيط أو فعالية الأوكسين تتساوى بالتأكيد مع تنظيم وتعديل التشكل الخارجى للنبات . والأوكسين هام فى وجوده أو عدم وجوده لحالات النمو الخضرى Vegetative growth والنمو التكاثرى reproductive growth كما يغير صفات (aging) الأنسجة النباتية .

أُجريت أبحاث عديدة على ميكانيكيات تثبيط نشاط الأوكسين . ويوجد أسلوبان لإتلاف الـ IAA فى النباتات والتى تبدو أنها سائدة وهما : (١) الأكسدة الإنزيمية enzymatic oxidation (٢) والأكسدة الضوئية photooxidation . فى عام ١٩٤٧ عزل تانج وبونر Tang and Bonner (58) إنزيم يصاحب أكسدة الـ IAA ويسمى هذا النظام الإنزيمى أندول حمض الخليك أكسيديز IAA oxidase وهو السبب الرئيسى لإختفاء الهرمون النباتى فى النبات . يبدو أن إنزيم أكسيديز الـ IAA شائع الوجود فى النباتات ، فقد عزل من مصادر نباتية متعددة (9, 18, 19) . وكما هو الحال دائماً فإن الباحثين يميلون دائماً إلى دراسة نظاماً معيناً بالتفصيل أكثر من النظم الأخرى ، وفى هذه الحالة فإن التركيز كان على إنزيم أكسدة الـ IAA فى السويقات الجنينية العليا للبسلة ذات الشحوب الظلامى الاستطالى etiolated pea epicotyls .

أكسدة الـ IAA فى السويقات الجنينية العليا للبسلة يبدو أنها تُحفز بالبير أكسديز perooxidase والذى فيه يستهلك مول واحد من O_2 (وبالتالى أستمد الإسم أوكسيديز oxidase) وحيث ينطلق Co_2 لكل مول من الـ IAA الذى يتم إبطال نشاطه . والبروتين الفلافينى Flavin protein المتلازم الإرتباط بالبيرأكسيديز يظهر أنه لازم لتوليد فوق أكسيد الأيدروجين hydrogen peroxide اللازم للتفاعل . وفكرة تَولّد فوق أكسيد الأيدروجين تحت الظروف الحية النباتية قد رجحها فى الأصل كلاً من جالستون وبونر وباكر Galston, Bonner and Baker (17) فى عام ١٩٥٣ ، ويظهر أنها قد أُيدت بالعديد من الملاحظات التى تدفقت وأيدت هذه الفكرة . ونشاط البيرأكسيديز يماثل أكسدة الفينولات Phenols بالـ $H_2 O_2$ كمكتسب للإلكترون طبقا للتفاعل التالى :

$$H_2O_2 + \text{phenol (reduced)} \xrightarrow{\text{peroxidase}} \text{phenol (oxidized)} + 2H_2O$$

والفرق الأساسى بين نشاط البيروكسيديز والأوكسيديز هو أن تفاعل البيروكسيديز لا يحتاج إلى أوكسجين مُضاف . إلا أنه فى تكسير الـ IAA فإن الإنزيم الذى يظهر نشاط البيروكسيديز يعمل أيضاً كالأوكسيديز ويستهلك الأوكسجين فى التفاعل . وخطوات تفاعل إتلاف الـ IAA بواسطة الأوكسيديز يمكن تلخيصها كما هو موضح فى التفاعل التالى :

$$\text{IAA} + H_2O_2 + O_2 \xrightarrow[\text{oxidase}]{\text{IAA}} \text{3-methyleneoxindole} + H_2O + CO_2$$

IAA (CH₂COOH, N–H) — 3-methyleneoxindole (=CH₂, =O, N–H)

والنواتج النهائية الرئيسية لإتلاف الأوكسين هى ٣ ميثيلين أوكسى أندول (3-methyleneoxindol) أو أندول الدهيد indolealdehyde ، والإنتاج النسبى لكل منهما ربما يختلف من نظام لآخر . وتفاعل بعض النظم يحتاج لأيونات Mn^{+2} وعامل فينولى مثل ٢ - ٤ - داى كلوروفينول 2,4- dichlorophenol .

أوضحت الدراسات المبكرة إختلاف واتساع مدى الـ pH الأمثل للإنزيمات المتحصل عليها من مصادر نباتية مختلفة مما يرجع وجود صور متعددة إنزيمية ، تلك الحقيقة التى عُرفت الآن من دراسات الفصل الكهربى[1] electrophoresis على إنزيمات أكسيديزات الـ IAA ، قد عرفت منتجات طبيعية وكميائية معينة بتثبيط ومنع تفاعلات أكسدة الـ IAA ، وهى تتضمن حمض الكلوروجينيك Chlorogenic acid ، وحمض الكافيك[2] Caffeic acid ، وسكوبوليتين Scopoletin ، وحمض الفيروليك *ferulic* acid (71) والتثبيط الناشىء عن حمض الكلوروجينيك وحمض الكافيك يمكن إنعكاسه (إيقافه) بإضافة الـ H_2O_2 ، وبالتالى يرجح أن هذه المثبطات تشترك فى ميكانيكية تولد فوق أكسيد الأيدروجين .

(١) إحدى طرق الفصل الحديثة للبروتينات وقد تعرف عربياً بالإلكتروفوريسيس

(٢) موجود هذا الحمض فى البن وبذلك إشتق الإسم من البن .

مغزى أهمية أكسيديزالـ IAA للنمو Significance of IAA Oxidase to Growth

فى عام ١٩٥٤ قاس جالستون ودالبرج Galston and Dalberg (18) نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA واستجابة النمو لبادرات بسلة عمرها من ٧ إلى ٨ أيام ذات شحوب ظلامى استطالى . وقد قيس محتوى إنزيم أكسدة الـ IAA لمختلف أجزاء النبات داخل المادة الحية (in vivo) وخارج المادة الحية (in vitro) . وطريقه داخل المادة الحية فقد حُضِنت قطاعات من البادرات أخذت من أسفل القمة فى مخلوط تفاعل قياسى من إنزيم IAA أكسيديز . أما الطريقة المعلمية (خارج النبات) فقد بُنيت على أساس استخلاص إنزيم الـ IAA أكسيديز . وتحضين المستخلص فى مخلوط تفاعل قياس . وقد قيس الـ IAA المتبقى بالنسبة لنشاط إنزيم الـ IAA أكسيديز . وقد وجد جالستون ودالبرج أن قابلية قطاعات الساق للنمو تتناقص بوضوح من القطاعات القمية إلى القطاعات القاعدية حيث أن كلاً من تجربتى الـ IAA أكسيديز قد أوضحت الوضع المعاكس لوجود الإنزيم ، حيث يزداد النشاط الإنزيمى من القمة إلى أسفل . وعلى ذلك فإن نشاط الـ IAA أكسيديز يبدو أنه منخفض فى المناطق ذات المحتوى الأوكسينى العالى (ذات النمو العالى) وعالى فى المناطق ذات محتوى IAA المنخفض (منخفضة النمو) . وقد أوضحت النتائج أن مستويات الـ IAA أكسيديز فى مناطق معينة للنبات تُنظم مستويات الأوكسين وبالتالى نمو النبات . وهذان الباحثان قد لاحظا تجريبياً شيخوخة aged الأنسجة تحت القمية التى تفقد حساسيتها لإضافة الأوكسين . وقد أظهرت أيضاً الأنسجة زيادة فى نشاط إنزيم IAA أكسيديز . هذه النتائج قد أوضحت تغير عملية صفات النمو مع تغير منطقة الـ IAA وإنزيم IAA أكسيديز المصاحِب له .

الأكسدة الضوئية Photooxidation

قد عُرف منذ زمن بعيد أن الـ IAA يمكن تثبيط نشاطه بواسطة التأيُن الإشعاعى ionizing radiation . أوضح سكوج Skoog (55, 56) أن سرعة تثبيط فعالية ونشاط الـ IAA النقى يأخذ طريقه عندما يعرض إلى أشعة إكس وأشعة جاما X- and gamma-radiation . وقد أوضح أيضاً قليلاً من تثبيط النشاط يأخذ طريقه فى نتروجين الهواء الجوى ، مما أدى إلى الاقتراح بأن تثبيط النشاط يرجع إلى الأكسدة بفوق الأوكسيد peroxide المتكون خلال التشعيع (19) . تدل بعض الملاحظات أن كمية قليلة من الـ IAA يثبط نشاطها أو تتأكسد بهذه الكيفية ، معظم هذا التأثير الضار لهذا اللون من التشعيع على الـ IAA يكون ذا طبيعة غير مباشرة . على سبيل المثال أوضح جوردن

(22) Gorden أن التأثير الأعظم للتأين الإشعاعى على أيض الأوكسين ربما يوجد فى التأثير الإتلافى للتشعيع على النظام الإنزيمى المحول للتربتوفان إلى الـ IAA .

الأشعة فوق البنفسجية Ultraviolet أيضاً تسبب تثبيط نشاط وفعالية الـ IAA . هذه الظاهرة لا بد أن تكون متوقعة وذلك لأن التركيب الحلقى لجزىء الـ IAA يمتص الأشعة فوق البنفسجية (أقصى امتصاص عند حوالى ٢٨٠ نانوميتر) . وهنا يكون التأثير مباشر على جزىء الـ IAA والذى يرجع إلى امتصاص الأشعة فوق البنفسجية . تقدير محتوى الأكسين قبل وبعد التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية قد بين أن هذا اللون من التشعيع يقلل مستويات الأكسين فى النباتات (10,48) .

الأسئلة :

١٧ - ١ إشرح مساهمة كل من دارون Darwin وفيتنج Fitting ،بويسين جنسن Boysen-Jensen وبائل Paal وستارك Stark وكوجل Kögl - ووينت Went وهاجن - سميت Haagen- Smit فى اكتشاف الأوكسين ودوره فى النباتات .

١٧ - ٢ إرسم التركيب الكيميائى لأندول - ٣ - حمض الخليك .

١٧ - ٣ ما هو الاختبار الحيوى bioassay وما هى الخصائص الهامة التى يجب أن يتميز بها ؟

١٧ - ٤ أذكر بعض الاختبارات الحيوية الرئيسية المُستخدمة فى دراسة الأوكسينات . وما هى الاستجابات الحيوية التى تتأثر بالأوكسينات والتى تعتبر أساس العديد من الاختبارات الحيوية ؟

١٧ - ٥ ما هى النظرية الشائعة المألوفة لدور الأوكسينات فى الانحناء الضوئى ؟

١٧ - ٦ عرف الاصطلاحات التالية : منظم النمو . الهرمون النباتى ، الأوكسين ، مضاد الأوكسين . منظم النمو النباتى .

١٧ - ٧ أذكر أنواع الأوكسينات الصناعية وارسم التركيب الكميائى لكل نوع .

١٧ - ٨ ما هى الأهمية للنباتات بالنسبة للأوكسين المرتبط ونقيضه الحر فى النبات ؟

١٧ - ٩ إشرح عملية الانتقال القطبى فيما يختص بالأوكسين . وكيف تحدث هذه العملية ؟

١٧ - ١٠ إشرح الميكانيكيات المشتركة فى هدم وإتلاف الأوكسين فى النبات ؟ كيف يمكن المحافظة على مستويات الأوكسين فى أنسجة معينة ؟

١٧ - ١١ ما هو الدور الذى تتوقعه لإنزيمات أكسدة الـ IAA (IAA oxidases) فى الأنسجة النباتية المختلفة ؟

قراءات مقترحة :

Brenner, M.L. 1981. Modern methods for plant growth substance analysis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 32:511–538.

Cohen, J.D., and R.S. Bandurski. 1982. Chemistry and physiology of bound auxins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:403–430.

Galston, A.W., P.J. Davies, and R.L. Satter. 1980. *The Life of the Green Plant*, 3rd ed. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.

Goldsmith, M.H.M. 1977. The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:439–478.

Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.

Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.

Skoog, F., ed. 1980. *Plant Growth Substances*. pp. 37–105. Proc. 10th Int. Conf. 1979. *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.

Torrey, J.G. 1976. Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:435–459.

Varner, J.E., and D.T.H. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

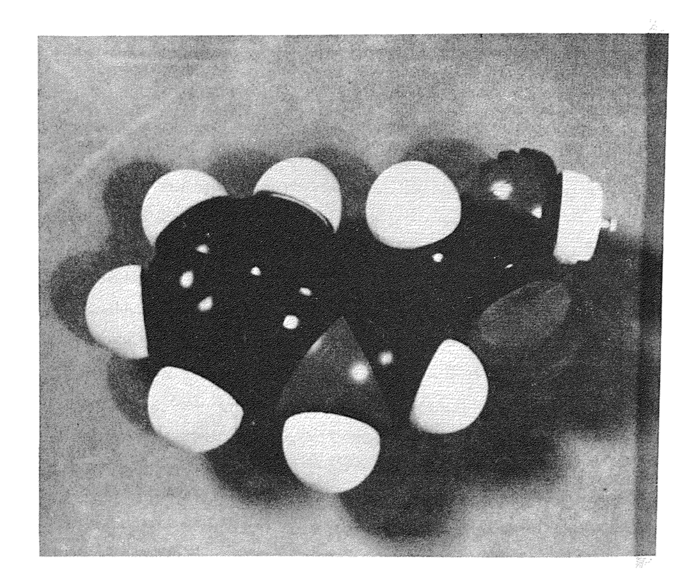
Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 2nd ed. New York: Pergamon Press.

Went, F.W. 1974. Reflections and speculations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:1–26.

الفصل الثامن عشر

التأثيرات الفسيولوجية وآليات (ميكانيكيات) عمل الأوكسين

PHYSIOLOGICAL EFFECTS AND MECHANISMS OF AUXIN ACTION



نموذج كورى ، بولنج ، كولتن للحشو الفراغى لأندول – ٣ – حمض الخليك ، Cori, Pauling, Koltun, (CPK) space-filling model of indole -3- acetic acid. لاحظ شكل الحلقة ذات النتروجين المُنغمد والمحشور على وضع ذرة الكربون الأولى ومجموعة الكربوكسيل لحمض الخليك الإحلالية على وضع ذرة الكربون الثالثة .
Photo by F.H. Witham.

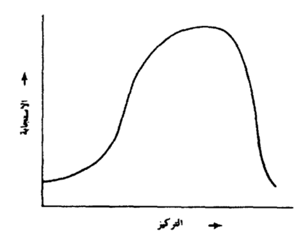
منذ اكتشاف الـ IAA والتعرف على خصائصه كهرمون نباتى ، فقد تم نشر عديد من الدراسات والتى أظهرت معلومات هائلة عن التأثيرات الفسيولوجية للأوكسين فى النبات والعديد من هذه التأثيرات الفسيولوجية ذات أهمية علمية وتطبيقية معاً . والمواد الكيميائية ذات النشاط الأوكسينى مثل مبيدات الحشائش herbicides قد أسهمت إسهاماً معنوياً فى تقدم الزراعة . والمعلومات المتداولة عن فعل الأوكسين تُبنى على أساس دراسة التركيب الكيماوى للأوكسين وعلاقته بالنشاط الأوكسينى ، وتأثير الأوكسين على جدر الخلايا واستطالتها وطبيعة مكان الاستقبال فى الخلية . وكما هو الحال فى جميع المواد الكيماوية المحفزة للاستجابيات الحيوية فإن المستقبل ذا أهمية خاصة فى إظهار ترجمة كيميائية الأوكسين إلى استجابة فسيولوجية .

وهناك حقائق معينة قد استنتجت بناءاً على تجارب فعل الأوكسين ، ومثل هذه الهرمونات النباتية ، وعلى رأسها الـ IAA ، يمكنها التأثير بكميات ضئيلة جداً ولا بد من أن يستمر وجودها وأن تكون ميسرة فى أماكن التأثير لاستمرار حدوث النمو (الاستطالة وكبر الخلايا cell enlargement) . والعديد من التغيرات الكيميائية وبعض الحالات الفسيولوجية التى يمكن ملاحظتها وإدراكها بسهولة والتى تُعْزى إلى فعل الأوكسين تحدث بعد فترة وجيزة من المعالجة بالأوكسين ، ومثل هذه الاستجابيات يطلق عليها الاستجابات السريعة (rapid responses) وهناك أمثلة واضحة وجلية عن هذه الاستجابات السريعة للأوكسين مثل استطالة وتغير جدر خلايا غمد الريشة (Coleoptile) وقطاعات السيقان (stem segments) والتى تحدث خلال عشر دقائق بعد إضافة الأوكسين . بالإضافة إلى ذلك فإن الأوكسينات تنشط وتساند عمليات تخليق حمض الريبونيوكليك الرسولى (mRNA) والبروتين لتتكون الإنزيمات التى تحفز وتنشط إنتاج مواد الجدر الخلوية ، والسكريات وبعض المركبات الخلوية الأخرى . والعديد من الأوكسينات تنشط تفاعلات ذات استجابيات طويلة المدى (Long- term responses) . وكل من الاستجابات السريعة والاستجابات الطويلة المدى (التى ستناقش فيما بعد) تمد النبات بميكانيكيات تؤقلمه على التغيرات البيئية خلال فترة نموه التركيب تَشَكلى (morphogeneses) .

دعنا الآن نبدأ فى مناقشة فعل الأوكسينات باعتبار وساطة الاستجابيات للأوكسينات ، وبالتأكيد فالتجارب التفصيلية للعمليات الفسيولوجية التى تتأثر بالأوكسينات خارجة عن موضوع هذا الكتاب الدراسى ، إلا أنه يمكننا التحقق من بعض الاستجابات المعروفة جيداً فى النباتات والتى ينظمها بكل دقة وعلى وجه

الخصوص فعل وعمل الأوكسينات . وفيما يلى تلك الاستجابات الأكثر معرفة لفعل الأوكسينات : الاستطالة الخلوية cellular elongation – الانتحاء الضوئى phototropism – الانتحاء الأرضى geotropism – السيادة القمية apical domenance – إنشائية الجذور root initiation – تكوين الثمار اللابذرية parthenocarpy – التساقط abscission – التنفس respiration – وأخيراً تكوين الكالوس callus formation .

تعتمد إمتداد الاستجابة المستحثة لفعل الهرمون النباتى على عدة حقائق من بينها : الحالة الفسيولوجية للخلايا المستقبلة للهرمون والعمر الزمنى والفسيولوجى للخلايا وكذلك فى بعض الأحيان عوامل أخرى غير معلومة وتكون تلك العوامل مجتمعة ذات أهمية فى هذا الشأن . ففى بعض الأنسجة الحساسة للأوكسين والهرمونات النباتية الأخرى يمكننا ملاحظة أن هناك خصائص معينة يمكن التنبؤ بها للاستجابة ومنحنى هذه الاستجابات يعتمد ويرتكز على مستوى وتركيز الهرمون (أنظر شكل ١٨ – ١) .



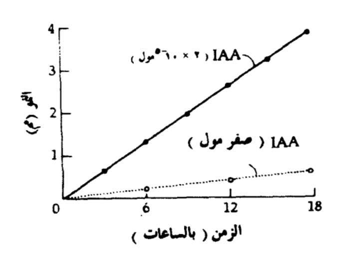
شكل ١٨ – ١ : المنحنى النظرى للعلاقة بين التركيز والاستجابة يوضح التأثير العام للهرمون النباتى عند تركيزاته المختلفة .

ومنحنى علاقة التركيز بالاستجابة هذا ما هو إلا تشخيص لوجود الهرمون . فالتركيزات المنخفضة نسبياً من الهرمونات النباتية تنشط أو تشجع إستجابة معينة ما ، وبزيادة تركيز الهرمون فإن معدلات الاستجابة هذه تزداد حتى تصل إلى الاستجابة المثلى أو الذروة ، وعند المستويات الأعلى عن هذا الحد فإن تزايد تركيز الهرمون يسبب تناقص فى معدلات الاستجابة . وهذا التناقص فى منحنى الاستجابة لا يعنى دائماً موت الخلايا ولكنه عادة يكون نتيجة التثبيط الهرمونى . وهذا التثبيط يبدو أنه يرجع إلى

الخواص الكيميائية المتشابه التأثير والتى تشجع معدل الاستجابة عند المستوى الهرمونى المنخفض . وعلى ذلك فإن الأسلوب التنظيمى لاستجابة النبات للهرمونات النباتية إما أن يكون عملية تنشيط stimulation (أى تحول إلى الزيادة turning on) أو يكون عملية تثبيط inhibition (أى تحول إلى الأقل turning off) للاستجابة النباتية .

الاستطالة الخلوية Cellular Elongation

تعتبر الاستطالة الخلوية محصلة أساسية للعديد من الاستجابات التى تتأثر بالأوكسينات ، ومعظم الدراسات التى أُجريت فى هذا الشأن كانت على الأجزاء النباتية المقطوعة (مثل قطاعات غمد ريشة الشوفان Avena Coleoptile sections – أو قطاعات جذرية مفصولة excised root, sections) ، وتلك الأجزاء إما أنها تحتوى على كميات ضئيلة جداً أو لا تحتوى بالمرة على أى إمداد داخلى بالأوكسين . تلك المادة النباتية الخالية من الأوكسين تعتبر نموذجية ومثالية لقياس تأثير الأوكسين على الاستطالة الخلوية وذلك بسبب أن الإضافة الخارجية للأوكسين يمكن قياسها دون أى تداخل لأى كمية من الأوكسين الداخلى . واستجابة غمد الريشة للتركيزات المثالية من الـ IAA تكون أكبر بعشرة أضعاف استجابتها عند غياب IAA (أنظر شكل ١٨ – ٢) .



شكل ١٨ – ٢ : نمو قطاعات غمد ريشة الشوفان فى وسط نمو أوكسينى وفى غياب الأوكسين . كان الطول الأولى للقطاع ٥ مم

From R.M.Klein, ed. 1961. Plant Growth Regulation. Ames : Iowa State University press

منذ عدة سنوات أُقترحت عدة نظريات لتفسير فعل وعمل الأوكسين على استطالة الخلية . فقد اقترح العلماء بأن الأوكسين بطريقة ما يزيد الجهد الأزموزى للخلية ،

ويزيد نفاذية الخلية للماء ، ويحفز تخليق البروتين (الإنزيمات) التى تعمل على تكوين مكونات الجدار الخلوى ، ويسبب نقص فى الضغط الجدارى . وحديثاً تجمعت الملاحظات التى تدل على أن الأوكسينات ربما تعمل على المستوى الجينى وذلك يؤثر مباشرة فى نقص الضغط الجدارى والذى يأخذ طريقه كنتيجة لتحفيز تغير طبيعة الجدار (فقد أو تغير التركيب الجدارى) وهذا هو الفعل الأولى الابتدائى والذى بواسطته تعمل الأوكسينات على تحفيز استطالة الخلية .

نقص الضغط الجدارى وارتخاء الجدار الخلوى (تغير تكوين الجدار) Reduction in wallpressure and cell wall loosening (deformation) : كما هو موضح فى الفصل الأول فإن « دَسْ » ''slipping'' أو « انزلاق » ''sliding'' مكونات الجدار من العوامل الأساسية والضرورية لتمدد الجدار . والأكثر أهمية من ذلك هو تقطع وانفصال الروابط بين مكونات الجدار الخلوى مع إعادة تكوين هذه الروابط والتى من المحتمل أن تحدث مع إعادة ثباتها فى مرحلة الاستطالة الخلوية ، وبالتالى فإن الروابط غير التساهمية بين بوليمرات الزيلوجلوكونات Xyloglucan Polymers ولويفات السليولوز الدقيقة من المحتمل أن تتقطع كنتيجة لفعل الأوكسين والذى من الممكن أن يكون ذلك من خلال الفعل الإنزيمى أو الفعل غير الإنزيمى ، وهذا التفاعل يبدو أنه يشجع زيادة مرونة (plasticity) أو ارتخاء الجدار (loosening) مع زيادة مطاطيته (elasticity) .

ونتيجة لاستمرار تكسر الروابط وإعادة تكوين الروابط الهيدروجينية فإن الزيلوجلوكونات Xyloglucans من المحتمل أن تتسلل إلى السليولوز والذى ينتج عنها انبساط غير عكسى فى جدار الخلية . وأثبتت الملاحظات أن الـ pH المنخفض يشجع هذا التفاعل ، وفى الحقيقة وكما سيأتى شرحه فيما بعد فإن ارتخاء الجدار الخلوى من الممكن أن يحدث بدون الأوكسين فى ظروف الوسط الحامضى .

تشجيع الأوكسين للإتساع التضخم الخلوى والتغيرات فى العلاقة المائية Auxin-induced cellular enlargement and water relation changes : وجه الباحثون اهتمامهم لفترة من الوقت إلى التغيرات المتوقعة لجهد الضغط pressure potential والجهد الأزموزى osmotic potential ، والجهد المائى water potential للخلايا المتضخمة. وقد أوضحت الملاحظات الوفيرة زيادة فى كمية الذائبات solutes للعصير الخلوى للخلايا المعاملة بالأوكسين . وتركيز الذائبات النشطة أزموزياً لا يزيد ولا حتى الجهد الأزموزى لا يحدث به تغير . إلا أنه بالرغم من ذلك فإن الجهد الأزموزى لا يصبح

أكثر سالبية فى الخلايا المعاملة بالأوكسين وأن الجهد المائى يصبح سالباً . وإذا أخذنا فى الاعتبار علاقة هذه القياسات حيث $\psi_p + \psi_\pi = \psi_w$ فيمكن لنا أن نرى لو أن الجهد الأزموزى لا يتغير فإن ضغط الامتلاء أو جهد الضغط (ψ_p) لابد أن يتغير وبالتالى مع ارتخاء الجدار الخلوى الناشىء عن فعل الأوكسين والذى يصاحبه نقص فى مقاومة الإنبساط والضغط الداخلى فإن الغشاء الخلوى يندفع إلى الخارج مع نقص فى الامتلاء ، وعندما يصبح الضغط الداخلى أقل إيجابية فإن الجهد المائى للعصير الخلوى يصبح أكثر سالبية عن ذلك للخلايا المحيطة ، وبالتالى فإن الماء ينتشر ناحية منحدر التدرج الجديد الناشىء وعلى ذلك يسبب الانبساط والتمدد وبالتالى زيادة فى الحجم الخلوى . وإضافة مواد جديدة للجدار الخلوى وإعادة ثبات الروابط غير التساهمية بين السليولوز والسكريات العديدة polysaccharides (الزيلوجلوكونات) يتخلف عنه خلايا أكثر اتساعاً مع زيادة الحجم وانبساط غير عكسى للجدر الخلوية .

« النمو الحامضى » وفعل الأوكسين "Acid Growth" and Auxin Action

يفهم ضمناً من فعل عمل الأوكسين فكرة أن الأوكسين يشجع نقص درجة الـ pH بالقرب من جدار الخلية ، وربما يحدث ذلك بتنشيط ارتباط الأغشية بأيون الأيدروجين H^+ . ويعتقد بعض الباحثين أن إرتباط وسحب هذا الأيون يكون من خلال الغشاء البلازمى plasmalemma الذى يعمل كمضخة لهذا الأيون . ففى عام ١٩٣٤ م وجد بونر Bonner (8) أن انخفاض درجة الـ pH للبيئة المحضنة يزيد قابلية ونمو قطاعات غمد الريشة . وقد وجد ثيمان Thimann (65) فى عام ١٩٥٦ م أن تحميض البيئة المحضنة تلازم استحثاث الأوكسين لاستطالة قطاعات غمد الريشة . وفى عام ١٩٧٠ اقترح رالى وكليلاند Rayle and Cleland (53, 54) أن استحثات الأوكسين للتحميض هى الميكانيكية التى بها يتم تغير تركيب الجدار وارتخائه ، وطبقاً لهذه النظرية حيث يصبح الـ pH فى مكان جدار الخلية حامضى فإن إنزيمات الارتخاء تصبح نشطة ، وهناك احتمال آخر وهو أن أيونات الأيدروجين H^+ تعمل مباشرة على روابط الجدار العرضية وتسبب التكسير بين الروابط غير التساهمية والروابط بين ميسيلات السليولوز والزيلوجلوكانات .

والأوكسينات بذاتها لا تساهم فى حموضة الـ pH خلال حشوة الجدار wall matrix . إلا أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تتفاعل مع الأغشية ، ومن المحتمل مع

الغشاء البلازمى الخارجى . وهناك افتراض (32) أن فعل الأوكسين على الغشاء البلازمى يسبب تحرر وإنطلاق مادة ما غير معروفة تنتقل إلى النواة ، وهذه المادة تحدث تغيراً فى عملية نسخ وترجمة الـ DNA وينتج عن ذلك تكون نوع جديد من الحمض النووى الريبونيوكليك الرسولى (mRNA) ، وبالتالى تحفز إنتاج إنزيمات ارتخاء الجدار الخلوى والإنزيمات التى تزيد من التنفس اللازم لفعل الأوكسين المحفز للنمو . ولا بد أن نزيد من التمعن فى انطلاق جذب أيونات الهيدروجين H^{+} من الغشاء البلازمى أو حدوث نشاط فى مضخة أيونات الهيدروجين H^{+} . وربما تؤثر الأوكسينات فى أغشية أخرى مثل الشبكة الأندوبلازمية endoplasmic reticulum . إلا أنه لا توجد إلا دلائل ضعيفة تؤيد أى من هذه الأفكار . وميكانيكية عمل الأوكسين هى حقل للبحث لا بد أن يؤدى إلى إجابات حول هذا الموضوع فى المستقبل .

فعل الأوكسين ونوعية الـ RNA وبناء البروتين

Auxin Action, Specific RNA, and Protein Synthesis

بالإضافة إلى أن الغشاء البلازمى وجدار الخلية اللذان يعتبران مكانا استقبال فعل وعمل الأوكسين ، فإن الأوكسينات يمكن أيضاً أن تتفاعل عند مستوى الجين . ونحن لا نعرف هل الأوكسين يحفز عامل ينطلق من مكان آخر فى الخلية أم أن الأوكسين يعمل مباشرة على الـ DNA . والتفاعل المتبادل بين الأوكسينات والـ DNA يمكن حدوثه كيميائياً (43, 68) .

والعلاقة بين تأثيرات الأوكسينات على الأحماض النووية والنمو قد اقترحت لأول مرة بواسطة سكوج Skoog فى عام ١٩٥٤ م . ومنذ ذلك التاريخ فقد ظهرت عديد من الدراسات تدعم اقتراح سكوج فى أن فعل الأوكسينات فى تنظيم النمو تكون مصاحبة ومرتبطة ببناء الأحماض النووية (16, 39, 47, 51) .

وإضافة الـ IAA خارجياً يمكن أن تحفز تخليق RNA وبروتين جديدين وقد أمكن إثبات ذلك فى عديد من الأنسجة النباتية . على سبيل المثال ، إضافة الـ IAA يحفز تخليق الـ RNA والبروتين فى أوراق نبات الراؤو (Rhoeo)[1] (57) وفى خلايا الخميرة (yeast) (60) وفى قطاعات السيقان الخضراء للبسلة (17) وفى الغلاف الداخلى لثمرة

---

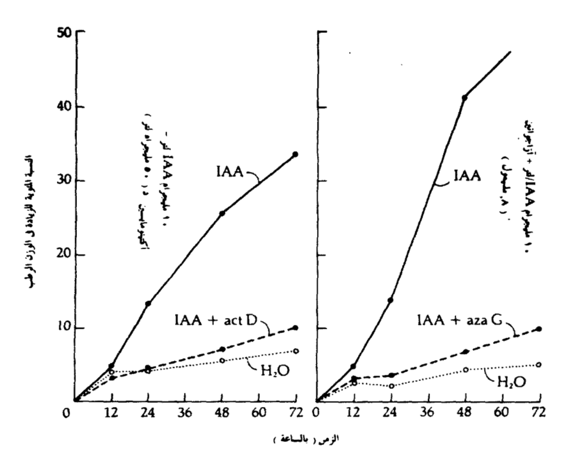
(١) يتبع هذا الجنس العائلة Commelinaceae ومعنى اسم النبات لاتينياً غامض ويبدو أنه محرف عن لغات أخرى ويوجد نوع واحد منه يزرع للزينة .

الفاصوليا (56) وفى قطاعات غمد ريشة الشوفان (47) ومع استخدام مثبطات أيضية معينة فإن نشاط الـ IAA قد ثبت أنه مرتبط باستحثاث لدونة (أو مرونة) جدار الخلية وانبساطها . وفى العادة هناك أربع مثبطات قد استخدمت فى هذا الطراز من الدراسة وهم الأكتينومايسين د Actinomycin D والكلورمفينكول Chloramphenicol – و ٨ – آزاجوانين 8- azaguanine والبيوروما يسين puromycin ، وهذه المثبطات الأربع تثبط التخليق الحيوى للـ RNA والبروتين . دعنا الآن نشرح الدراسة التى تستخدم فيها المثبطات الأيضية وذلك لتوضيح دور الـ IAA فى انبساط الخلية .

فأقراص درنات الخرشوف التى تعيش لمدة ٢٤ ساعة فى الماء قد وُجِد أنها تستجيب لإضافة الـ IAA إليها مع زيادة ملموسة ومحسوسة فى كمية نموها ، وهذه الزيادة تكون مقرونة بزيادة جوهرية من تخليق RNA وبروتين جديدين . إلا أنه عند إضافة الأكتينومايسين – د (٥٠ مجم/متر) أو ٨ آزاجوانين (٨, ملليمول) فى نفس الوقت مع إضافة الـ IAA فإن تأثير الأوكسين يكون معدوماً (51) (أنظر شكل ١٨ – ٣) . وحقيقة أن المثبطات الأيضية للتخليق الحيوى لـ RNA والبروتين فى أقراص درنات الخرشوف تبين أن تأثير الأوكسينات على انبساط جدر الخلية يكون مقروناً ومرتبطاً ببناء الأحماض النووية ، وقد ثبت بالملاحظات التجريبية باستخدام هذه المثبطات على أنواع عديدة من الأنسجة النباتية نفس هذه النتائج .

هذه النتائج تبين أن التأثير الأولى للأوكسينات يرتبط ويلازم المستوى الجينى ، فجميع خلايا نبات معين تحتوى على مجموعة متكاملة من الـ DNA مميزة وخاصة بهذا النبات . وتكون جميع الجينات موجودة فى هذا النبات ولكن ليس جميع هذه الجينات تكون نشطة فى أى وقت – بمعنى أن كل خلية تحتوى على عدد من الجينات النشطة وعلى عدد آخر من الجينات غير النشطة (أى الموقوف نشاطها (repressed genes) فى نفس الوقت . وعلى ذلك فإننا نجد أن هناك اختلاف بَيّن بين الخلايا التى تحتوى على نفس الجينات المتكاملة فى أن هناك من الجينات ما يكون غير نشط أو كامن أو موقوف نشاطها (63) .

تتضمن إحدى النظريات الشيقة أن الأوكسينات ربما بطريقة ما تستحث الجينات الموقوفة عن العمل (الكامنة) إلى النشاط وبالتالى تطلق وسادة الـ DNA (DNA template) – (أى مكان طبع الـ RNA) اللازمة لتمثيل وتخليق الـ RNA وربما يكون الـ RNA الجديد

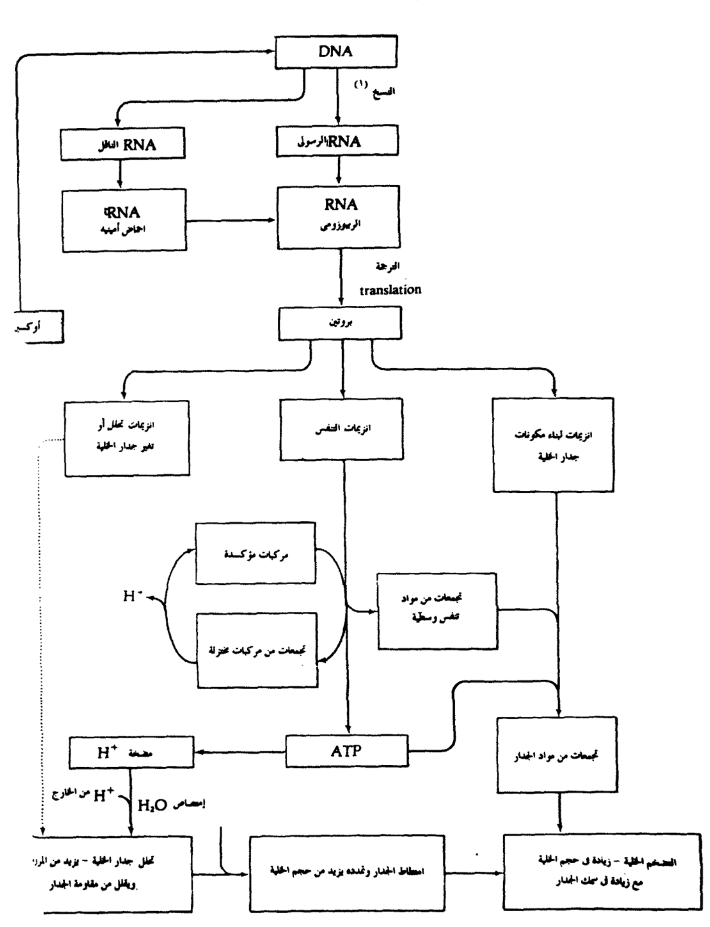


شكل ١٨ - ٣ : تأثير الأكتينومايسين د Actinomycin D ، و ٨ - آزاجوانين 8- Azaguanine على فعل الـ IAA المشجع للنمو فى أقراص درنات الخرشوف خلال أعمارها المختلفة .

From L.D. Nooden. 1968. Plant Physiol. 43:140.

والناتج من هذا الفعل هو الـ RNA الرسولى (m RNA) والذى يؤدى إلى إنتاج واحد أو أكثر من الإنزيمات والتى بالتالى تزيد من مرونة جدار الخلية وانبساطها . وقد أيدت هذه النظرية بما تم الحصول عليه من نتائج والتى ظهر أن نمو قطاعات غمد ريشة الشوفان قد زاد عندما عُوملت القطاعات بإنزيم بيتا ١ ، ٣ جلوكونيز β - 1,3- gluconase والذى يحلل مائياً رابطة بيتا ١ ، ٣ جلوكوز فى الجدر الخلوية لأغماد الريشة ، كما وجد أيضاً أن إنزيمات الهيمسليوليز والأنفرتيز وبكتين ميثيل إستيريز وأكسيديز حمض الأسكوربيك و (hemicellulase, invertase, pectin methylesterase and ascorpic acidoxidase) تعتبر كمكونات بروتينية للجدر الخلوية . وأخيراً فقد أثبت فان وماكلاكلان Fan and (23) Maclachlan أن إنتاج إنزيم السليوليز Cellulase يمكن استحثاثه بإضافة الـ IAA إلى نسيج السويقة الجنينية العليا للبسلة .

وهناك سلسلة من القصور فى هذه النظرية وهى أن الأوكسين يسبب انبساط جدر الخلايا عن طريق استحثاث إنزيمات تكوين وتمثيل جدر الخلايا ومعدل إنتاج هذه الإنزيمات يكون من البطء بمكان وهذا يتناقض مع ملاحظات الباحثين فى أن الزيادة فى



شكل ١٨ - ٤ : نتائج وأحداث فى التمدد والاتساع الخلوى والعلاقات المحتملة لفعل الأوكسين .

(١) المقصود بها هنا هى عملية نسخ الـ RNA الرسولى الذى يتم عن طريق الـ DNA

معدل النمو نتيجة للمعاملة بألـ IAA يكون فى خلال عشر دقائق أو أقل ، وعلى العكس من ذلك فإن التغير فى مستوى البروتين الذى يعقب المعاملة بالـ IAA يأخذ وقتاً أطول من عشر دقائق . وكما أشرنا من قبل فإن معدل الزيادة الأولية لمعدل النمو ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة السريعة (rapid response system) . أما عملية تخليق الإنزيمات ما هى إلا جزء من نظام الاستجابة على المدى الطويل (long-term response system) .

وليس من الضرورى أن يكون نظامى أو مكانى تأثير الأوكسين يتغير بالتبادل ، فإن الاستجابة السريعة للأوكسين من الممكن أن تعود إلى إعادة تكوين البروتينات تحت تأثير الأوكسين على بناء البروتين الضرورى ليحل محل البروتين اللازم لعملية الاستجابة على المدى الطويل . كما أن الاستجابة السريعة من الممكن أن تعمل مع فعل الأوكسين فى تنشيط جذب أو شفط أيون الأيدروجين . وطبقاً لهذه النظرية فإن مواد الجدر الخلوية تستمد أولاً من « الغدير الخلوى » "Cellular pools" (أى من احتياطى المواد الخلوية الأيضية) أو من احتياطى المخزون الخلوى وتلك تعطى مكونات جدر إضافية ، والبروتين الإنزيمى ، و الـ ATP وذلك لتعزيز النمو ، وشكل ١٨ - ٤ يوضح تخطيطاً لهذه الأفكار .

حركات نمو النبات Plant Growth Movements

(إصطلاحات Terminology)

إن أساس معظم الحركات تكمن فى النمو الخلوى ، وقد صنفت هذه الحركات تبعاً لطبيعة المؤثر أو المُنَبِه stimulus ، واستجابة العضو النباتى الذى يتأثر باتجاه هذا المنبه ، وميكانيكية التوقيت الحيوى الداخلى endogenous biological timing mechanism ، والمستوى الخلوى للهرمونات النباتية .

الانتحاءات Tropisms : يطلق على حركات العضو النباتى التى تنشأ عن استجابته لاتجاه تدفق المُنَبه البيئى أو تدرج منحدر هذا المنبه البيئى بالانتحاء ، وعادة فإن اتجاه الاستجابة تتأثر مباشرة بهذا المنبه . واتجاه الانتحاء يتوقف على الحالة الفسيولوجية للخلايا وعلى مدى اتساع العلاقة بين المنبه والجزء النباتى المستجيب .

الحركات الانحنائية التأثيرية (الإيقاعية) Nastic movements : تلك الحركات يتحدد اتجاهها بمورفولوجية النبات (أى بتركيبه الظاهرى) . وهذا النوع من الحركة

لا يستلزم إتجاهه ناحية أو بعيداً عن المنبه . ولمس touch أوراق نبات الست المستحية (Mimosa)[١] يعتبر مثالاً للحركات التى لا يستلزم حدوثها فى اتجاه أو عكس اتجاه المنبه .

الحركة التأثيرية العلوية (أو الحركة التأثيرية السفلية) Epinasty (or hyponasty)[٢] : الحركة التأثيرية العلوية ما هى إلا استجابة لاختلاف معدلات النمو على السطحين للعضو النباتى وذلك بزيادة معدل النمو على السطح العلوى (أو زيادة معدل النمو على السطح السفلى فى الحركة التأثيرية السفلية) عن السطح السفلى والذى ينشأ عنها انحناء إلى أسفل (ويحدث ذلك فى عديد من أوراق الأنواع النباتية) . وربما ترجع الحركة التأثيرية العلوية هذه إلى اختلاف وجود الهرمونات النباتية على السطحين وتلك تتضمن منبهات النمو ومثبطاته .

التَدلى أو الميل اللولبى أو الحلزونى Nutations : تحدث تلك الحركة نتيجة لاختلاف معدلات النمو على الجوانب المختلفة للعضو النباتى . وهذا النوع الحلزونى أو اللولبى من النمو الذى يمكن تسجيله فوتوغرافياً (تصويرياً) على فترات زمنية time lapse photography من الممكن أن يتراكب أو يتداخل أو حتى يمحو تلك المنبه الذى يحفز الانتحاء .

الساعة البيولوجية (حساب الزمن) المنظمة للنمو Biological clock (time-measuring) growth regulation : من الممكن فى العادة أن تحدث حركات للأوراق وغيرها من الأعضاء النباتية خلال فترة زمنية معينة ومحددة حتى لو تعرضت النباتات إلى متغيرات الظروف البيئية من الجاذبية والضوء وغيرها . وهذه الحركات يمكن أن تكون دائرية ، على سبيل المثال الحركات اليومية الإيقاعية والتى تنظم بميكانيكية الساعة الحيوية ، وهذه الساعة الحيوية ربما تقع تحت الظروف الملائمة (مثلاً الضوء الأحمر) .

---

(١) يتبع هذا الجنس العائلة البقولية Leguminosae وقد يعرف عربياً بجنس نبات الست المستحية نظراً لأن الأوراق حساسة للمس . وهذا النبات يعرف انجليزياً بالنبات الحساس Senstive- Plant أو النبات الخاضع Hamble-Plant خاصة النوع (M. pudica) وهو ينمو فى بعض الدول العربية .

(٢) epi بادئة لا تينية تعنى على أو فوق؛ أما hypo فهى بادئة لاتينية تعنى أسفل أما كلمة nasty فهى كلمة لاتينية تعنى المقترب المضغوط أما كلمة epinasty فهى تعنى الحركة التأثيرية العليا للعضو النباتى وذلك يرجع إلى أن الأسطح العلوية تنمو بمعدل أسرع عن الأسطح السفلية ولذلك فإن كلمة epi هنا تعبر عن النمو العلوى وليس إلى الانحناء والعكس صحيح بالنسبة لـ hyponasty .

جدول ١٨ - ١ يوضح بعض الأمثلة عن حركات الانتحاءات والانحناءات التأثيرية ففى الانتحاء المائى أو الانحناء تحت تأثير الماء نجد أن الجذور لا تطلب أو تبحث عن الماء ولكنها تستجيب لإضافة الماء . وكذلك يمكنها أن تظهر نموا فى تربة مروية تماما أو بزيادة تدرج انحدار الماء وفى المساحات الأقل مقاومة (كما هو الحال فى أنابيب الصرف) .

جدول ١٨ - ١ : إضافة البادئة الدالة والمعبرة عن حركتى الانتحاء أو الانحناء التأثيرى طبقاً للتركيب البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

المنبه	الانتحاء	الحركة الانحناء تأثيرية
الجاذبية gravity	الانتحاء الأرضى* geotropism*	حركة الانحناء التأثير ضوئية photonasty
الضـــوء light	الانتحاء الضوئى* phototropism*	حركة الانحناء التأثير ظلامية* nyctinasty*
الظلام darkness		حركة الانحناء التأثير حرارية thermonasty
درجة الحرارة temperature	الانتحاء الحرارى thermotropism	حركة الانحناء التأثير لمسية thigmonasty*
اللمس touch	الانتحاء اللمسى thigmatropism	حركة الانحناء التأثير كيميائية chemonasty
الكيماويات chemical	الانتحاء الكيمياوى* chemotropism*	حركة الانحناء التأثير مائية hydronasty
المـــاء water	الانتحاء المائى hydrotropism	

* تمثل معظم الحركات الملاحظة على نطاق واسع . والحركات الأخرى (التى لم توضع عليها علامة) تبين البادئة والانتحاء الحركى الذى يمكن أن ينشأ

الانتحاء الضوئى Phototropism: عندما يتعرض النبات النامى للضوء من جانب واحد فإنه ينتحى جهة الضوء ، وانتحاء النبات ينتج بسبب استطالة الخلايا التى توجد بالجانب المظلم أو المظلل بمعدل أكبر من الخلايا بالجانب المضاء وهذا الاختلاف فى الاستجابة لمعدل النمو للنبات بسبب الضوء يسمى الانتحاء الضوئى phototropism . وهو ناتج عن التوزيع غير المنتظم للأوكسين ، حيث أن التركيز الأعلى لهرمون النمو يوجد فى الجانب المظلل .

ودراسة نظام انتحاء النبات للضوء هى عملية معقدة ، وذلك لأن الاستجابة تختلف باختلاف كثافة الضوء . ووجد دوباى ونيورنبرج Du Buy & Nuerenberg K (21) أن الاستجابة الانتحاء ضوئية لغمد ريشة الشوفان لكثافات مختلفة من الضوء من جانب واحد ينتج عنه انتحاء سالب واحد وثلاثة انتحاءات موجبة . وإذا استعملت الكثافة

الضوئية المناسبة فإن غمد ريشة الشوفان تنتحى فعلاً بعيداً عن مصدر الضوء (انتحاء سالب) . وسنحصر أنفسنا عند مناقشتنا فى النوع الأول من الانتحاء الموجب حيث أن معظم الأبحاث فى هذا المقام عن الانتحاء الضوئى قد عرفت تماماً .

وتقول نظرية كولودنى – ونت Cholodny- Went أن هناك تركيز أعلى من الأوكسين فى الجانب المظلم عن الجانب المضىء لغمد الريشة المعرضة للإضاءة من جانب واحد . وهذا التوزيع غير المنتظم للأوكسين يمكن أن يكون نتيجة لأن الضوء يحفز عدم نشاط الأوكسين فى الجانب المضاء أو أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين جانبياً من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو تثبيط الانتقال القاعدى للأوكسين . والملاحظات المتداولة لا تميل إلى التفسير بأن الضوء يعمل على عدم نشاط الأوكسين . إلا أن الضوء إما أن يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم أو أن يعمل على تثبيط الانتقال القاعدى ويعتبر ذلك أكثر قبولاً كأساس لميكانيكية توزيع الأوكسين فى السيقان أو الأغماد .

« الانتحاء الأرضى » Geotropism : إذا وضعنا بادرة كاملة فى وضع أفقى فإنها سوف تستجيب لتأثير حقل الجاذبية الأرضية بنظام نمو خاص ، والسيقان تحت هذه الظروف سوف تنحنى إلى أعلى حتى تصير رأسية مرة أخرى وكذلك فإن الجذور سوف تنحنى إلى أسفل لكى تصبح رأسية كذلك ، لذلك فإننا نطلق على الساق أنه عضو ذو انتحاء أرضى سالب بينما نطلق على الجذر أنه ذو انتحاء أرضى موجب وبالتالى فإن إدراك أو إحساس الجزء النباتى للجاذبية الأرضية ربما تنتج عنه اتجاهات أو انحناءات مختلفة كاستجابة لتأثير الجاذبية الأرضية . والجذور والسيقان الابتدائية تكون موجبة وسالبة للجاذبية الأرضية على التوالى أما الجذور والسيقان الثانوية فإنها غريبة أو شاذة فى انتحائها الأرضى Plagiogeotropic حيث أنها تنمو إلى وضع يعمل زاوية منفرجة مع الجاذبية الأرضية – والريزومات يمكن أن يطلق عليها محايدة للانتحاء الأرضى diageotropic لأنها تنمو أفقياً .

نظرية كولودنى – ونت والانتحاء الأرضى Cholodny- Went theory and geotropism : تعتبر نظرية كولودنى – ونت Cholodny- Went منطقية فى تفسير

الانتحاء الأرضى والانتحاء الضوئى حيث افترض كولودنى Cholodny (13,14) ووينت Went (66) أن الاختلاف فى معدل النمو الناتج عن وضع الساق أو الجذر فى وضع أفقى راجعاً إلى تراكم أو تجمع الأوكسين على السطح السفلى وتراكم الأوكسين هذا على الجانب السفلى للساق الموضوعة أفقياً يسرع من النمو على هذا الجانب السفلى وينتج عن ذلك انحناء الساق إلى أعلى (انحناء أرضى سالب) . وهذه النظرية التى تفسر انتحاء الساق يبدو أنها ما زالت صحيحة . وعلى العكس فإن الجذر الموضوع أفقياً يظهر انتحاءاً موجباً للجاذبية الأرضية عندما يتركز الأوكسين على الجانب السفلى للجذر .

وتبعاً لنظرية كولودنى – ونت Cholodny-Went فإن الجذور تكون أكثر حساسية للـ IAA عن السيقان وأن تركيز IAA الذى يشجع استطالة خلايا الساق يكون فى نفس الوقت مثبط لاستطالة خلايا الجذور . وعملية تراكم الأوكسين على الجانب السفلى للجذر الموضوع أفقياً يعمل على تثبيط استطالة خلايا هذا الجانب . وتركيز IAA فى خلايا الطبقة العليا للجذر من الممكن أن يقل إلى المستوى المنشط لاستطالة خلايا الجذر .

وعملية تثبيط استطالة خلايا الجذر بواسطة الأوكسين من الممكن أن تكون راجعة إلى أن الأوكسين يشجع تكوين الإثيلين (71) . وعندما يرتفع تركيز الأوكسين إلى تركيز عالى نسبياً أو إلى مستوى جرعة معينة يبدأ تخليق الإيثيلين ووجوده يؤثر على هذا الانتحاء الأرضى . إلا أن السيقان تبدو أنها غير حساسة للإيثيلين فيما يختص بالانتحاء الأرضى . ومحصلة التأثير المثبط لاستطالة خلايا الجانب السفلى مع التنشيط البسيط لاستطالة خلايا الجانب العلوى ينتج عنه انتحاء المجموع الجذرى إلى أسفل . وسوف نسرد فيما بعد وجهات وآراء مختلفة عن دور الأوكسينات ومثبطات النمو على الانتحاء الأرضى الموجب للجذور . ومن الجائز أيضاً أن قوة الجاذبية الأرضية تؤثر على الانتقال الجانبى لعوامل منظمة للنمو بالإضافة إلى الأوكسينات .

الإحساس بالجاذبية Perception of Gravity : إن أبسط تفسير عن إدراك أجزاء النبات المختلفة للجاذبية الأرضية مبنى على الاختلاف فى التوزيع الطبيعى للمكونات الخلوية كنوع من الاستجابة لقوة الشد والجذب للجاذبية الأرضية . وعلاوة على ذلك فإن دراسات عديدة أوضحت أن تأثير الجاذبية الأرضية على الانتقال الجانبى ينتج عنه

عملية انتقال نشطة (33, 67) . هذا وإذا حدث الانتقال النشط فإننا لا نستطيع إدراك الاستجابة للجاذبية الأرضية للنبات تحت الظروف الغير هوائية . وقد أوضحت بعض الدراسات عدم الاستجابة للانتحاء الأرضى فى النبات تحت الظروف اللاهوائية بينما توصلت أبحاث أخرى إلى عكس ذلك (33,67).ويعتقد بعض الباحثين أن هناك أجسام يطلق عليها الاستاتوليثات[1] statoliths والتى تتحرك داخل النبات تحت تأثير الجاذبية الأرضية وهى المسئولة عن عملية الانتقال الجانبى للأوكسين فى حالة الانتحاء الأرضى (35, 41, 42) ولكن كيف تؤثر حركة هذه الأجسام فى عملية الانتقال الجانبى للهرمونات النباتية فإنه أمر غير واضح حتى الآن .

« نظرية الجسم الموازن » statolith theory : هو جسم يتغير مكانه فى الخلية النباتية أو العضو النباتى نتيجة لتغير اتجاه محور العضو النباتى وذلك تبعاً لاتجاه قوة تأثير الجاذبية الأرضية . ولقد اقترح تواجد هذه الأجسام العالم بارثهولد Barthold عام ١٨٨٦ م . وأخيراً اقترح هابرلاند Haberland (31) أن الخلايا التى تحتوى على هذه الأجسام الموازنة تسمى Statocysts or statocytes[٢] وتوجد فى المناطق الحساسة من النبات مثل خلايا قلنسوة الجذر root cap cells وقمم غمد الريشة – وأندودرمس الجذر – والجزء المغلف للحزم الوعائية للسويقات الجنينية العليا والسفلى وكذلك الأوراق الحديثة السن . وبتقدم الأبحاث فقد أصبح أن الأجزاء المترسبة لها كثافات أعلى أو أكبر من بروتوبلازم الخلية ، فقد استطاع أودس Audus (4) عام ١٩٦٢ أن يتوصل إلى أن حبيبات النشا (أو الأميلوبلاست[٣] تكون كبيرة بدرجة كافية لتأخذ دوراً أو ترتبط بعملية الاستجابة للجاذبية الأرضية كما أضاف إلى أن الأجسام الموازنة هنا ليست ريبوزومات أو أجزاء صغيرة وذلك لأن ترسيبها تحت تأثير الجاذبية الأرضية يكون بطيئاً جداً . وباستثناء حالات قليلة جداً نجد أنه حتى النباتات التى لا تخلق النشا المخزن لا تزال تحتوى على أجسام موازنة من الأميلوبلاست فى قلنسوة الجذر وفى غمد الحزم الوعائية .

---

(١) Statoliths هى أجسام صلبة أو شبه صلبة توجد فى غدد خاصة فى الحيوان وقد اقترح علماء النبات وجودها أيضاً فى النبات وهى تعمل على الاتزان .

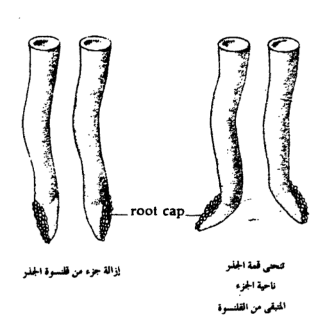
(٢) تعنى الخلايا الموازنة .

(٣) أى البلاستيدات النشوية

وكيفية ترسيب هذه الأجسام الموازنة وعلاقة ذلك بتوزيع منظمات النمو غير معروف ، وأيضاً هناك بعض الأفكار التى ترجع إلى عملية توزيع الهرمونات قد تم اختبارها ، وعلى سبيل المثال أحد هذه الأفكار تفترض أن الجاذبية الأرضية قد تسبب استقطاباً للأغشية الجانبية وتسبب الانتقال الجانبى للهرمونات وبالتالى ينتج عنه انسياب أو تدفق لهذه الهرمونات فى اتجاه واحد من خلية إلى أخرى . وهناك اقتراح آخر يقول أنه أثناء عملية إعادة ترتيب أو تنظيم أو توجيه الخلاية للجاذبية الأرضية فإن الفجوة الخلوية ربما تطفو فى سيتوبلازم الخلية وأن الطبقة السميكة من السيتوبلازم تكون فى اتجاه القاعدة ربما يفسر ذلك زيادة تركيز الأوكسين فى الطبقة السفلى للعضو النباتى الموضوع أفقياً[1] .

« الإنتحاء الأرضى ، والأوكسين والمثبطات » : Geotropism, auxin and inhibitors : أوضحت الملاحظة الجارية الآن أن نظرية كولودنى – ونت Cholodny Went theory والتى تفسر الانتحاء الأرضى للجذور ببساطة نتيجه لاختلاف تركيز الأوكسين أنها تختلف فى بعض الأحيان . دعنا ننظر إلى بعض الملاحظات الحديثة فبالرغم من أن IAA موجود فى قمم الجذور (58) فإن انتقاله إلى أعلى فى الجذور يكون كبيراً (58) . وقد أصبح واضحاً أن عملية الانتحاء الأرضى للجذور تتحكم فيها قلنسوة الجذر (38) . فعند إزالة قمة الجذر فإن معظم الانتحاءات الأرضية لا تتم (38) . أما عند إعادة تكوين القلنسوة مرة أخرى فإن الانتحاء الأرضى للجذر يبدأ مرة أخرى . وعند إزالة نصف قلنسوة قمة جذر نبات الذرة فإن الجذور (الموضوعة أفقياً أو رأسياً) تنمو منتحية تجاه الجانب الذى يوجد به نصف قلنسوة الجذر (أنظر شكل ١٨ – ٥) . علاوة على ذلك فإن معدل نمو جذور الذرة تزداد بعد إزالة قلنسوة الجذور . وأيضاً فإن وضع قلنسوة جذر الذرة على قمة جذر العدس فيحدث نقص فى استطالة الجذر (أنظر (58) . هذه الملاحظات وغيرها لا يتسع المجال لذكرها ويمكن أن نستنتج منها أن مثبطات النمو يمكن أن تنبع فى قلنسوة جذر الذرة ، وهذا المثبط من المحتمل أن يكون حمض الأبسيسيك (ABA) الذى ينتقل قاعدياً فى مناطق الاستطالة ومن خلال تأثير الجاذبية الأرضية (من المحتمل خلال أجسام الموازنة أو ميكانيكية الإدراك الحسى للجاذبية) فيمكن أن يتراكم ويثبط استطالة الخلايا للجانب السفلى للجذر الموضوع فى

(١) حيث أن الأوكسين يكون موجوداً فى السيتوبلازم .



شكل ١٨ - ٥ : اتجاه نمو الجذر بعد إزالة جزء من قلنسوة الجذر فى اتجاه الجزء المتبقى من قلنسوة الجذر .

وضع أفقى ويبدو أن هذا المثبط ليس متخصصاً بنوعية النبات .

وعلى ذلك فإن تزايد مؤيدى نظرية المثبطات يدعم الفكرة بأن نمو الجذور والانتحاء الأرضى تُنظم بالانتقال القاعدى للمثبط (من المحتمل حمض الأبسسك ABA) الذى ينتج فى قمة الجذر ويحل محله بواسطة الجاذبية الأرضية الأوكسين الذى يظهر فى قاعدة الجذر - والمخرج الوحيد لنظرية كولودنى - ونت Cholodny-went هو فكرة أن الأوكسين ليس مثبطاً للنمو فإن تأثيره كمنشط للنمو يعتمد على تجمعه فى قمة الجذر عن طريق الانتقال القمى ، أما فيما يختص بالمثبط (ABA) فإنه ينتقل قاعدياً ويتوزع بتأثير بعض عوامل ميكانيكية الجاذبية بحسية معينة .

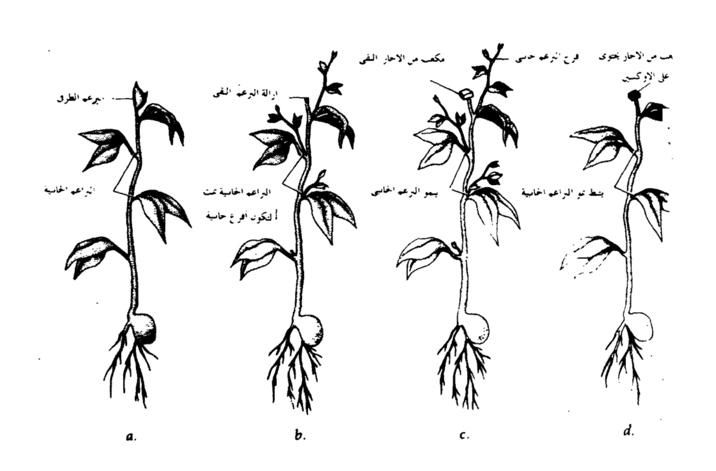
السيادة القمية Apical Dominance

قبل اكتشاف تنظيم نمو النبات بواسطة الهرمونات تمكن علماء النبات من ملاحظة سيادة النمو القمى على النمو الجانبى فى عديد من الأنواع النباتية . كما لاحظوا أن البرعم القمى أو الطرفى لعديد من النباتات الوعائية يبدو نشطاً بينما البراعم الجانبية تظل غير نشطة ، وشاهدوا نفس الظاهرة عند نمو الأفرع الجديدة لعديد من أنواع الأشجار . وفى الحقيقة فإن خصائص وطرز شكل النمو لعديد من الأنواع النباتية يعكس تأثير

السيادة القمية . فالنباتات التى تنمو طولياً والغير متفرعة تظهر تأثيراً قوياً للسيادة القمية بينما النباتات القصيرة والشجيرية تظهر تأثيراً ضعيفاً للسيادة القمية .

أن التأثير القوى للبرعم الطرفى على نمو البراعم الجانبية أمكن إثباته بسهولة بإزالة البرعم الطرفى للنبات . وعند غياب البرعم الطرفى فإن دَفْعة من النمو النشط تحدث للبراعم الجانبية . كذلك فإن البرعم الجانبى الذى يقترب من القمة النامية يظهر نوع من السيادة بعد فترة قصيرة على سائر البراعم الأخرى حيث يجعلها غير نشطة مرة أخرى .

وأول دراسة تبين أن السيادة القمية تحدث نتيجة لأن الأوكسين ينتج فى البرعم الطرفى ثم ينتقل إلى أسفل خلال الساق هى التى قام بها سكوج وثيمان Skoog & Thimann (62) حيث وجدا أن إزالة البرعم الطرفى لنبات الفول ثم يوضع مكانه مكعب من الآجار ينتج عنه كما هو متوقع نمو البراعم الجانبية وعندما وضع مكعب من الآجار يحتوى على IAA مكان البرعم الطرفى عمل على تثبيط نمو البراعم الجانبية كما لو كان البرعم الطرفى موجود (أنظر شكل ١٨ – ٦) .

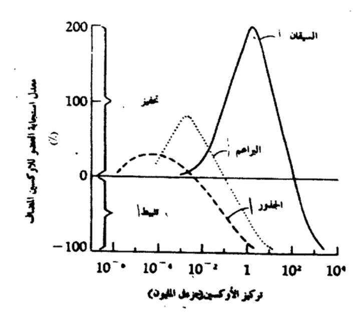


شكل ١٨ – ٦ : تأثير إزالة البرعم الطرفى والأوكسين على نمو البرعم الجانبى .

وطبقاً لتجارب كل من سكوج وثيمان **Skoog & Thimann** فقد لاحظ العلماء أن البرعم القمى يحتوى على كمية أكبر من الأوكسين عن البراعم الجانبية . وأدت هذه الحقيقة بدون شك إلى إجراء تجارب على نبات الفول . وأصبح علماء الفسيولوجى غير قادرين حتى اليوم على وضع تفسير عن عملية تثبيط تنشيط البراعم الجانبية بكمية قليلة من الأوكسين عن تلك الموجودة فى البرعم القمى بل ظلت المشكلة أكثر تعقيداً حيث أدى التركيز العالى نسبياً من الأوكسين إلى زيادة نمو البرعم الطرفى .

وبالرغم أن مشكلة السيادة القمية كان من الصعب تفسيرها فقد أدت إلى ظهور كثير من الافتراضات فى عالم النبات . وافترضت عديد من النظريات بدرجات مختلفة من القبول حتى اقترح ثيمان Thimann فى عام ١٩٣٧ أن البراعم الطرفية تستجيب لتركيز الأوكسين بنفس الطريقة التى تستجيب بها كل من الجذور والمجموع الخضرى أى لكل من التركيز المنخفض والمثالى والعالى (64) . فعند زيادة التركيز للأوكسين حتى التركيز العالى يحدث تثبيط للنمو (أنظر شكل ١٨ - ٧) . ولقد أشار ثيمان Thimann إلى أن البراعم الجانبية أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان حيث أن تركيز الأوكسين الذى يسبب تنشيطاً لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو البرعم الجانبى . ولقد كانت هذه النظرية عموماً مقبولة بالرغم من أنها لا زالت تعجز عن تفسير لماذا نجد البرعم الطرفى يكون أقل حساسية للأوكسينات وذلك لموضعه على قمة ساق النبات .

وليس فقط البرعم الطرفى هو المصدر الوحيد للأوكسينات ولكن الأوراق الحديثة السن تنتج أيضاً الأوكسينات وأمكن معرفة أن الأوكسينات الناتجة من هذه الأوراق ربما تثبط نمو البرعم الجانبى (52) .



شكل ١٨ - ٧ : منحنيات « التركيز - الاستجابة » يوضح تأثير التركيزات المختلفة على نمو ثلاث أعضاء نباتية .

From L.J. Audus. 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

وهذا التفسير للسيادة القمية قد واجه كثير من الانتقادات . على سبيل المثال الدراسات التى أجريت على نبات الليلج Lilac (Syringa vulgaris)[1] أظهرت أن كمية الأوكسين القليلة الناتجة من الأوراق المسنة لهذا النبات لها تأثير كبير على تثبيط نمو البراعم الجانبية عن البرعم الطرفى الغنى بالأوكسين (10) . بالإضافة إلى ذلك فإن تثبيط البرعم الجانبى لا يحدث فقط فى البراعم التى فى ابط الأوراق المسنة على الساق ولكن أيضاً أعلى هذه الأوراق . وبسبب تأثير تحرك الأوكسين لأعلى على نمو الساق فإن شامبجنات Champagnat (10) قد اقترح أن الأوكسين ربما لا يدخل فى عملية السيادة القمية ولكن كما شرحنا سابقاً فإنه قد أمكن إثبات حدوث الانتقال غير القاعدى للأوكسين فى عديد من الحالات لذلك فإن هذا يجعل من المحتمل أن يكون للأوكسين تأثير فى الاتجاه العلوى من أماكن وجوده علاوة على التأثير إلى أسفل أيضاً .

وكان أكثر الاعتراضات إثارة على نظرية ثيمان Thimann الخاصة بالسيادة القمية هو اعتراض جريجورى وفيل Gregory & Veal (28) . فلقد أمكنهم من وضع تفسير للسيادة القمية من ناحية تغذية النبات وذلك من خلال نتائجهم المدهشة وهى أن تأثير الأوكسين على نمو البراعم الجانبية يتحكم فيها أو تنظمها الحالة الغذائية للنبات . فإذا أعطى نبات الكتان احتياجاته الغذائية من عنصر النتروجين بدرجة كافية خلال مراحل نموه ففى هذه الحالة عند أقصى نمو للنبات فإنه لا يمكن تحقيق أو إثبات تثبيط نمو البراعم الجانبية عن طريق إضافة الأوكسينات . بينما إذا كان نبات الكتان تحت ظروف تغذية نتروجينية غير كافية فإن تأثير الأوكسين على تثبيط نمو البرعم الجانبى يمكن تحقيقها بسهولة .

إنشائية الجذر Root Initiation

إن إزالة القمة النامية للمجموع الخضرى يعمل على تقليل معدل النمو لهذا العضو . وعلى العكس من ذلك فإن إزالة قمة الجذر لا تؤثر بالتالى على معد النمو (66) . وفى الحقيقة فإن إزالة أقل من ١ سم من قمة الجذر ينتج عنه نشاطاً معنوياً بسيطاً لمعدل النمو (13) . بينما إعادة وضع قمة الجذر يعمل على إعاقة نمو الجذر (14 ، 13) .

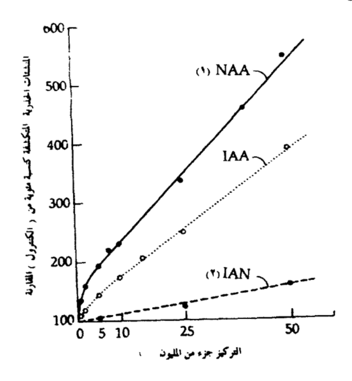
والسؤال المتوقع هل فعل الأوكسينات هى ظاهرة مختلفة فى الجذور عند مقارنتها بالسيقان . وفعل الأوكسينات فى الجذور مشابهة لفعلها فى السيقان ولكن نفس تركيز

---

[1] يتبع هذا النبات عائلة oleaceae ويستخدم هذا النبات كنبات زينة وتستخدم أزهاره فى ترويج الحلوى والفطائر والمواد الغذائية المشابهة . وكلمة Syrin-ga كلمة يونانية تعنى الأنبوبة ولا يمت ذلك بصلة للنبات أما كلمة vulgaris فهى تعنى العادى أو الشائع .

الأوكسين الذى يعتبر منشط لنمو الساق يكون مثبطاً لنمو الجذر . وبعبارة أخرى فإن الجذور تكون أكثر حساسية للأوكسينات عن السيقان (أنظر شكل ١٨ – ٧) وأن هناك تنشيط حقيقي لاستطالة الجذور ممكن أن يحدث عند استعمال تركيز منخفض بدرجة كافية من الأوكسين (20, 36) .

وعند إضافة تركيزات عالية نسبياً من IAA إلى الجذر ليس فقط معناه أنها تعوق استطالة الجذر ولكنها تسبب زيادة ملحوظة فى عدد تفرعات الجذور . وإضافة IAA فى عجينة اللانولين إلى قمة ساق حديث تشجع معدل تكوين الجذور وعدد الجذور المتكونة . وهذا الإكتشاف ليس فقط له أهمية علمية فحسب ولكنه فتح الباب إلى إضافة IAA على نطاق تجارى لتنشيط إنشاء الجذور على العُقل للنباتات الإقتصادية وشكل ١٨ – ٨ يوضح تأثير IAA وكذلك اثنين من الأوكسينات المختلفة على تكوين الجذور فى بادرات الفاصوليا .



شكل ١٨ – ٨ : منحنيات « التركيز الاستجابة » توضح تأثير ثلاث من الأوكسينات على تحفيز تكوين منشئات الجذر فى بادرات الفاصوليا .

From L.C. Luckwill. 1956. J. Hort. Sci. 31:89. Redrawn from L.J Audus. 1959. Plant Growth Substances. New York: Interscience Publishers.

---

(١) نفثالين حمض الخليك NAA = naphthaline acetic acid

(٢) أندول أسيتونيتريل IAN = Indoleacetonitryl

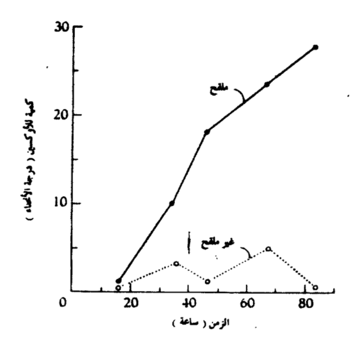
الثمار اللابذرية **Parthenocarpy**

عملية التلقيح والذى يعقبها الإخصاب للبويضة فى الزهرة يتبعها عمليات النمو المعقدة المختلفة التى تستمر حتى تحدث عملية عقد الثمار . جدار المبيض وفى بعض الحالات فإن الأنسجة المرتبطة بالتخت receptacle يحدث لها عملية إسراع فى النمو ومعظم هذه السرعة فى النمو لهذه الأنسجة تكون نتيجة لاستطالة الخلية والناتجة عن وجود الأوكسينات .

والتلقيح والإخصاب فى بعض الأحيان يكون مرتبطاً بنمو الثمار الذى ربما يكون ناتجاً عن انطلاق منبه من نوع معين . وانمائية الثمار مع عدم حدوث التلقيح ممكن حدوثها أو هو أمر شائع الحدوث فى عالم النباتات.وإنمائية الثمار بهذه الطريقة يسمى إنماء لا بذرى **Parthenocarpic development** وأن الثمرة الناتجة يطلق عليها ثمرة لابذرية . **Parthenocarpic** fruit

وفى عديد من الحالات فإن نمو الثمار لا يمكنه الحدوث إذا لم تتم عملية الإخصاب . كيف يمكن لعملية إخصاب البويضة أن تعمل على تنبيه واستجابة معينة لحدوث العقد ؟ فى عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت **Massart (46)** أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد orchids يمكن أن ينشط بواسطة حبوب لقاح ميتة . ثم جاء بعد ذلك فيتنج **Fitting (24)** حيث لاحظ أن المستخلص المائى لحبوب اللقاح قادر على تثبيط أو منع عملية تساقط الأزهار وينشط من عملية انتفاخ جدار المبيض لزهرة الأوركيد . ولعوامل ترجع إلى عدم الإقبال على مثل هذا النوع من البحث أو إلى تعقيد عملية البحث فإن مشكلة تفسير ظاهرة نمو الثمار اللابذرية ظلت كامنة على هذا الوضع أكثر من ٢٠ سنة . وفى فى عام ١٩٠٢ أثبت ماسارت **Massart (46)** أن انتفاخ جدار مبيض زهرة الأوركيد حبوب اللقاح إلى أزهار الخيار **Cucumber** وبتحليل هذا المستخلص وجد أنه يحتوى على الأوكسينات . وأخيراً تمكن جاستفسون **Gustafson (29)** أن نمو الثمار اللابذرية من الممكن إحداثه بإضافة **IAA** إلى عجينة اللانولين إلى ميسم الزهرة .

ولقد لاحظ ميور **Muir (48)** أخيراً زيادة طارئة فى كمية الأوكسين فى مبايض نبات الدخان عقب عملية التلقيح مباشرة . ولكن بغياب عملية التلقيح لا يحدث أى زيادة فى كمية الأوكسين أنظر شكل ١٨ – ٩ . كما لاحظ أيضاً أن زيادة نمو أنبوبة اللقاح تسبب زيادة فى كمية الأوكسين المستخلص فى قلم نباتات الدخان وهذه الظاهرة جعلته يقترح أن هناك إنزيم معين يمكن أن يحرر بواسطة أنبوبة اللقاح التى ينتج عنها تحرير



شكل ١٨ – ٩ : زيادة محتوى الأوكسين المستخلص فى مبيض نبات الدخان الذى يعود إلى التلقيح .
From R.M Muir. 1942. Am.J. Bot. 29:716. Redrawn from A.C. Leopold. 1955. Auxins and Plant Growth. Los Angeles: University of California Press.

وإنتاج الأوكسين . وهذا الاقتراح أمكن تأكيده بواسطة لند Lund (45) الذى اقترح أن أنبوبة اللقاح تفرز إنزيم له القدرة على تحويل التربتوفان إلى أوكسينات .

من المعروف أن الأوكسينات تلعب دورها فى إنمائية الثمار ، وأن عملية التلقيح ونمو أنبوبة اللقاح والإخصاب كلها تؤدى إلى تدفق الأوكسين المسئول عن نمو الثمار على الرغم من أن كمية الأوكسين الموجودة فى حبوب اللقاح غير كافية لكى تنتج التركيز العالى من الأوكسين فى المبيض بعد الإخصاب . وعلى العموم فبنمو أنبوبة اللقاح فإنه سوف يتحرر إنزيم مسئول عن تخليق الأوكسين ربما من بادىء له هو التربتوفان .

إن تكوين الثمار اللابذرية طبيعياً شائع فى عالم النبات وهذا يدفع البعض إلى الاقتراح أن الأوكسينات لا يمكنها الاشتراك بعد تمام نمو الثمرة . بينما فى مبايض بعض الأنواع القادرة طبيعياً على إنتاج الثمار اللابذرية فإن المحتوى الأوكسينى يكون أكثر منه فى مبايض الأنواع التى تحتاج إلى الإخصاب لكى تنتج الثمار (30) .

التساقط Abscission

عُرف تأثير الأوكسين الطبيعى على تساقط الأوراق عام ١٩٣٣ عندما أوضح ليباش Laibach (40). إن مادة ما فى مستخلص نبات الأوركيد قادرة على منع حدوث عملية

التساقط . وهذه الملاحظة أمكن تأكيدها بواسطة لارو LaRue (44) الذى أثبت تأخير عملية التساقط بواسطة الأوكسينات المختلفة المخلقة صناعياً على تساقط أوراق نبات الكوليوس (Coleus)[١] . ومنذ ذلك الحين تواردت المعلومات أن أندول – ٣ – حمض الخليك (IAA) له دور كبير فى التحكم فى عملية تساقط الأعضاء النباتية (3) .

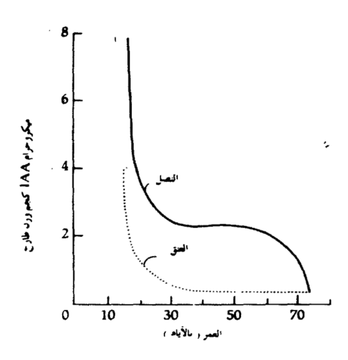
وقبل حدوث عملية تساقط الأعضاء النباتية تتكون طبقة من الأنسجة فى قاعدة العضو النباتى ويمكن بسهولة تميز هذه الطبقة عن الخلايا المحيطة بهذا النسيج ويطلق على هذه الطبقة من الخلايا بمنطقة التساقط (الانفصال) abscission zone وجدر خلايا هذه المنطقة تكون سميكة وتكون فقيرة فى محتواها من اللجنين والسوبرين (59) . وفى معظم الحالات يحدث عديد من الانقسامات قبل حدوث عملية الانفصال بالرغم من أن الانفصال فى غياب عملية الانقسام للخلايا أمكن ملاحظته فى عديد من الأنواع (3) .

وهناك ثلاثة طرق لإذابة الجدر الخلوية من المحتمل أن تكون السبب فى عملية التساقط وفى بعض الأحيان فإن الصفيحة الوسطية تذوب بين طبقتين من الخلايا مع بقاء الجدار الابتدائى أو أن الصفيحة الوسطية والجدار الابتدائى يحدث لهم ذوبان معاً وفى حالات قليلة فإن الخلية بأجمعها يحدث لها ذوبان .

ما هى الأسباب التى تؤدى إلى تساقط الأعضاء النباتية ؟ فمن المعروف جيداً أن نصل الورقة ممكن أن يسبب لفترة قصيرة تساقط عنق الورقة . وكما ناقشنا سابقاً أن أحد أماكن تخليق الأوكسين هى أوراق النبات والتى منها ينتقل الأوكسين إلى الساق عبر عنق الورقة . لذلك فإن الأوكسينات يمكن أن تكون عامل يتحكم فى عملية التساقط كما هو مبين بواسطة كل من سوجى وأديكوت وسويتس Shoji, Addicott and Swets (61) . ولقد أوضح هؤلاء العلماء زيادة المحتوى الأوكسينى فى أنصال الأوراق الحديثة السن لنبات الفاصوليا بالمقارنة بما هو موجود فى أعناق الأوراق ولكن بتقدم عمر الورقة فإن المحتوى الأوكسينى للنصل يتناقص إلى مستوى يقارب الموجود فى أعناق الأوراق (أنظر شكل ١٨ – ١٠) عند هذه النقطة فإن الأوراق يصفر لونها وتبدأ فى التساقط .

وشيخوخة الورقة إذن هى إحدى مبادىء التساقط . بالإضافة إلى الاختلاف فى الهرمونات النباتية فإن العمليات الداخلية للشيخوخة يبدو أنها تتأثر مباشرة بالتغير فى طول الفترة الضوئية (نقص فترة التعرض للضوء) والتى تتميز بها المناطق الشمالية من

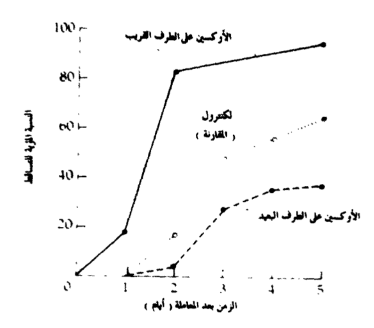
(١) يتبع هذا النبات العائلة الشفوية Labiatae وهو نبات زينة يزرع من أجل أوراقه الجميلة المنظر وكلمة Co- leus هى كلمة يونانية تعنى الغمد ويرجع ذلك إلى الأنبوبة السدائية الواحدة .



شكل ١٨ - ١٠ : نقص كمية الأوكسين المستخلص فى أنصال وأعناق أوراق الفاصوليا وعلاقته بالعمر .
From K. Shoji et al. 1951. Plant Physiol. 26: 189

الكرة الأرضية . وعلاقة طول فترة الإضاءة اليومية بالتساقط وكذلك علاقة التغيرات المرتبطة بالهرمونات النباتية غير واضحة . وأنه لمن الواضح أن الأوكسين الإيثيلين يتحكما فى عملية التساقط ووجودهما وكذلك تأثيرهما بالطبع مرتبط بالحالة الفسيولوجية وعمر الورقة . وعلى الرغم من أن هناك هرمون نباتى آخر وهو حامض الأبسيسيك (ABA) يشجع تساقط أوراق القطن فإن دراسات تمت على بعض النباتات الأخرى منذ ذلك الحين وأوضحت أن ABA ليس عاملاً نشطاً فى عملية التساقط . وعلى ذلك فإن عديد من علماء الفسيولوجيا لا يعتبرون الـ ABA منظم أساسى لتساقط الأوراق .

ولفهم دور الأوكسينات فى تساقط الأوراق لا بد لنا أن نتذكر تجارب أديكوت ولينش Addicott and Lynch (2) حيث اقترحا أن أهم عامل يتحكم فى عملية التساقط هو ظروف تجمع الأوكسين عبر منطقة التساقط . ووجدا أن إضافة IAA إلى عجينة اللانولين إما إلى الطرف القريب أو البعيد (من الساق) لأعناق أوراق الفاصوليا المنزوع أنصالها كان له أثر فى تساقط هذه الأعناق . فبإضافته إلى الطرف القريب يشجع معدل التساقط بينما إضافة الأوكسين إلى الطرف البعيد من العنق يعيق هذا التساقط (أنظر شكل ١٨ - ١١) والتركيز الحرج لمنحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط ربما يكون مهماً لمنع التساقط عن تركيز الأوكسين نفسه . وعلى ذلك لا يمكن أن يحدث

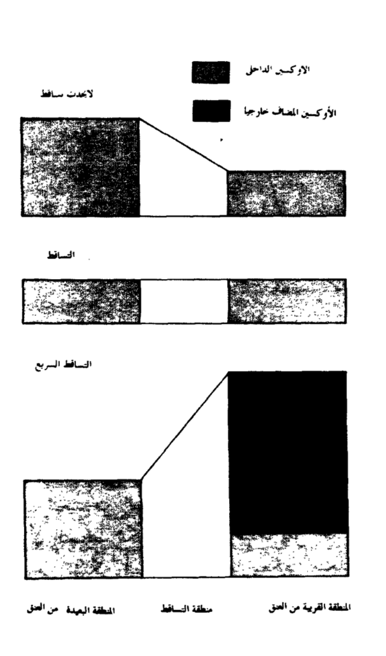


شكل ١٨ - ١١ : تأثير إضافة الأوكسين (١٠٥ مجم/لتر) على الطرف القريب والطرف البعيد على معدل التساقط فى أعناق الأوراق المنزوعة الأنصال .

From F.T. Addicott and R.S. Lynch. 1951. Science 114: 688

التساقط عندما يكون منحنى الأوكسين عالى وهذا يعنى أن تركيز الأوكسين الداخلى عالى على الجانب البعيد من العنق وقليل على الجانب القريب من الساق فى منطقة التساقط . كما وأن التساقط ممكن أن يحدث عندما يقل انحدار منحنى الأوكسين أو يصبح متعادل ومن الممكن أن يسرع عندما ينعكس منحدر الأوكسين . وشكل ١٨ - ١٢ يوضح هذه العلاقة تخطيطيا . وكما يجب أن نعرف أن روسيتر وجاكوبس Rosseter and Jacobs (52) وجدا أنه فى أوراق نبات الكوليوس (Coleus) الغير مفصولة يسرع عملية التساقط فى الأعناق المنزوعة الأنصال . وذلك يوضح أن الأوراق المتصلة بالنبات (الغير منزوعة) تعتبر مصدراً للأوكسين فى المنطقة القريبة من الساق للأعناق المجاورة . أيضاً وجدا أن إضافة IAA إلى قمة عنق ورقة نبات الفاصوليا ذات زوج من الأعناق المتقابلة والمنزوعة الانصال يشجع تساقط الأعناق غير المعاملة (19,20)

ولكن أفكار أديكوت ولينش Addicott and Lynch عُدلت أخيراً عن طريق شاتيرجى وليوبولد Chatterjee and Leopold (11,12,55) اللذين أوضحا أن نظرية منحنى كمية الأوكسين ليست كافية كتفسير علمى لفعل الأوكسين على تساقط الورقة . وهذان الباحثان أوضحا أن فعل الأوكسين التثبيطى على التساقط أو أن منحنى الأوكسين عبر منطقة التساقط أساسه هو عمر الورقة . وبعد تقدم الورقة فى العمر فإن معاملة الطرف

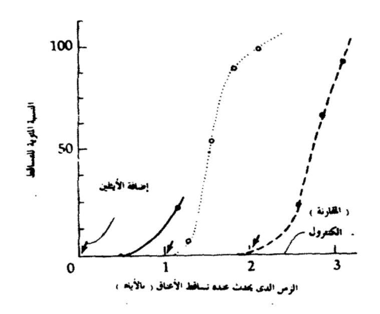


شكل ١٨ - ١٢ : العلاقة بين تدرج منحدر الأوكسين عبر منطقة التساقط وعملية التساقط .

Reproduced with permission, from F.T. Addicott and R.S. Lynch, The Annual Review of Plant physiology, Wolume 6. © 1955 by Annual Reviews Inc.

البعيد للعنق يشجع التساقط وهذا التأثير الأخير من المحتمل أنه يرجع إلى أن الأوكسين يسبب تخليق الأثيلين . ولقد اقترح ليوبولد Leopold ومساعديه أن الورقة الصغيرة السن تأخذ فترة طويلة كقوة كامنة تثبيطية (الطور الأول للورقة) ولكن بتقدم عمر الورقة فإنها تفقد القدرة على التثبيط وبالتالى يحدث التساقط (الطور الثانى للورقة) .

إن أهم عامل مشجع على التساقط فى الأوراق التى فى طور الشيخوخة أو البلوغ يبدو أنه الإيثيلين . فعند تعريض النباتات إلى هواء يحتوى على غاز الإيثيلين بتركيز منخفض حوالى واحد جزء فى المليون فإنه يحدث تساقط للأوراق الكبيرة السن (أنظر شكل ١٨ - ١٣) .



شكل ١٨ - ١٣ : تأثير إضافة الإيثيلين بتركيز ٢٥, جزء فى المليون عند فترات زمنية مختلفة (أنظر الأسهم) على تساقط أعناق أوراق القطن .

From S.P. Burg. 1968. Plant Physiol. 43: 1503

والأوراق الصغيرة السن لكونها قادرة على إنتاج الأوكسين بتركيز عالى يمكنها مقاومة التساقط فى وجود الإيثيلين . وكذلك فإن الأوراق الحديثة السن النشطة تنتج كمية كبيرة نسبياً من الإيثيلين والذى يمكن القول أنه ربما أن وجود الأوراق الحديثة السن يميل إلى الإسراع فى تساقط الأوراق المسنة . والإيثيلين الناتج عن طريق الأوراق الصغيرة السن ربما ينتشر إلى الأوراق المسنة والتى تنتج الإيثيلين أيضاً ويسبب تساقط الأوراق المسنة . وقطع الأوراق الحديثة من على النبات يمكن أن يؤخر تساقط الأوراق المسنة وهذا التأخير من الممكن أن يكون راجعاً إلى خفض تركيز الإيثيلين حول الأوراق

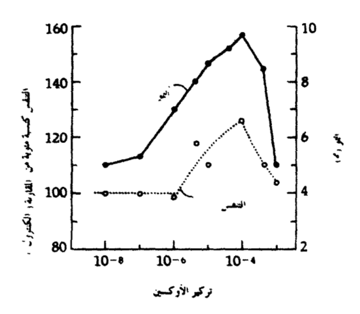
المسنة . ولكن تطويش الأوراق الحديثة السن ممكن أن يقلل من التنافس على التغذية . وحقيقة أن تفضيل تدفق الغذاء إلى الأوراق الحديثة بينما يستهلك فى الأوراق المسنة قد يكون عاملاً مهماً بالمقارنة بتخليق الإيثيلين فى أثناء تساقط الأوراق المسنة .

إن الأوكسين والإيثيلين يظهر أنهما الهرمونان الرئيسيان اللذين يتحكما فى عملية تساقط الأوراق . فيعتبر الإيثيلين عادة العامل النشط الرئيسى للتساقط فى خلال المرحلة المبكرة ومرحلة النمو للأوراق وعدم تساقطها . وبتقدم عمر الورقة فإن إنتاج الأوكسين يميل إلى التناقص ولقد اقترح أيضاً أن السيتوكينينات هى هرمونات تعمل ضد الشيخوخة فى الأوراق فمقدارها يتناقص وبالتالى فإن مسببات الشيخوخة تأخذ فى الظهور . وعند إضافة السيتوكينينات مباشرة إلى طبقة التساقط فإن هذا يعوق حدوث الشيخوخة فى هذه المنطقة ولكن إذا حقنت السيتوكينينات خارج منطقة التساقط.فإن التساقط سرعان ما يحدث . وهذا التأثير ربما يرجع إلى التخزين أو عملية تأثير تراكم المواد الغذائية بواسطة السيتوكينينات . والإيثيلين ممكن أن ينشط أو يشجع عمليات التساقط فى أنسجة أعناق الأوراق المسنة (الطور الثانى) . وعند إضافة الأوكسين فى ذلك الوقت يؤدى إلى إسراع التساقط لأن الأوكسين يؤدى إلى تخليق زيادة من الإيثيلين .

والآن معروف أن الإيثيلين يشجع التساقط وذلك للتأثير المباشر لتشجيع تخليق إنزيم السيليوليز cellulase (إنزيم تحلل السليولوز Cellulose- degrading enzyme) وتحرره من خلايا منطقة الانفصال . والإيثيلين الناتج من أعناق الأوراق يلعب دوراً فى خلايا منطقة الانفصال عندما تتقدم هذه الخلايا فى العمر أو تصل إلى حالة فسيولوجية خاصة .

التنفس Respiration

لاحظ جامز بونر James Bonner فى عام ١٩٣٣ أن الأوكسين له تأثير منشط فى عملية التنفس (7) . وهذا أدى إلى الاقتراح بأن نشاط الأوكسين يكون فى وجود عملية أكسدة المواد الغذائية . ومنذ هذا العمل العظيم فإن عديد من الأبحاث بينت أن الأوكسين ينشط التنفس وعلى ذلك فإن هناك ارتباط بين زيادة النمو التى ترجع إلى المعاملة بالأوكسين وزيادة التنفس . وشكل ١٨ – ١٤ يبين عملية التنشيط بين استجابة عمليات النمو والتنفس لتركيزات مختلفة من IAA وأن أعلى استجابة للمنحنيين حدثت عند نفس تركيز الأوكسين (IAA) تقريباً .



شكل ١٨ - ١٤ : تأثير تركيزات مختلفة من الأوكسين على معدل النمو والتنفس فى قطاعات أغماد ريشة الذرة .

From R.C. French and H. Beevers. 1953. Am. J. Bot. 40:660

وعلماء الفسيولوجيا ما زالوا يواجهون مشكلة تفسير كيف أن الأوكسينات تسبب تنشيط التنفس . وأعطيت دفعة مثيرة إلى هذه المشكلة عن طريق فرنش وبيفرز French and Beevers (25) . وأثبتوا أنه من المحتمل أن يزداد التنفس عن طريق مواد ليس لها تأثير أو لها تأثير مثبط على النمو . ومادة دى نتروفينول(Dinitrophenol (DNP هى مادة تثبط الفسفرة التأكسدية وتزيد من معدل التنفس بينما تثبط النمو . وحيث أن معدل التنفس عادة يكون محدوداً عن طريق الإمداد بمادة DNP وبمعاملة الأنسجة الحية بمادة DNP تؤدى إلى زيادة الإمداد بـ ADP وبالتالى تنشيط التنفس . والأوكسينات هى الأخرى ربما تزيد الإمداد بـ ADP عن طريق سرعة إدخال ATP لكى يستعمل بسرعة فى تمدد الخلايا وهذا يمكن أن يبين أن الأوكسين له دور غير مباشر فى تنشيط التنفس عن الدور الذى افترض فى السنوات السابقة .

ولقد ناقشنا بالفعل التأثير المنشط لـ IAA فى تخليق RNA والبروتين . وكلاً من المركبين المخلقين يحتاج إلى طاقة وبالتالى يؤدى إلى زيادة التنفس . وأيضاً فى جميع الاحتمالات فإن نشاط الإنزيمات المخلقة كنتيجة لتنشيط IAA ينتج عنه زيادة فى التنفس .

تكوين الكالوس Callus Formation

بالرغم من أننا قد أوضحنا أن نشاط الأوكسين يكون من خلال تأثير تنشيطى

لاستطالة الخلية فإنه يكون أيضاً راجعاً لتنشيط انقسام الخلية . وعلى سبيل المثال فإن إضافة ١٪ IAA إلى عجينة اللانولين إلى الأعناق المفصول أنصالها لأوراق نبات الفاصوليا يؤدى ذلك إلى حدوث انتفاخ فى المكان الذى وضع عليه الأوكسين . وعلى ذلك فإن الانتفاخ يكون ناتجاً عن نمو أنسجة الكالوس الناتج عن الخلايا البرانشيمية المنقسمة بسرعة . وإذا قطع ساق عصارى على بُعد بضع ملليمترات أسفل ورقة ناضجة وعومل القطع بالأوكسين IAA فى عجينة اللانولين فإنه سوف تتكون نفس الخلايا البرانشيمية . وبعد فترة من الوقت سوف تظهر الجذور العرضية . ولذلك فإن الـ IAA ليس فقط يسبب تكوين خلايا ولكن أيضاً تحت ظروف معينة يؤدى إلى إعادة تكشف هذه الخلايا والتى ستكون سبباً فى تكوين الجذور العرضية .

أيضاً فى كثير من المزارع الصناعية للأنسجة والتى ينمو فيها الكالوس نمواً عادياً فإن إضافة الأوكسينات يكون ضرورياً لاستمرار خلايا الكالوس . وكمية نسيج الكالوس الناتجة تكون مرتبطة بالتركيز المضاف من IAA فالتركيز العالى يسبب زيادة نمو نسيج الكالوس .

الأسئلة

١٨ - ١ إشرح الفائدة التى تعود من وجود الاستجابة على المدى السريع والطويل فى النبات .

١٨ - ٢ أوصف تفاصيل منحنى علاقة الجرعة بالاستجابة عند إضافة الهرمونات النباتية . وكيف تكون هذه مهمة لتوضيح ما إذا كان المركب يعمل كهرمون نباتى أو كمادة مغذية ؟

١٨ - ٣ إشرح أثر الأوكسين على استطالة جدر الخلايا من خلال الزيادة فى مرونة جدر الخلايا .

١٨ - ٤ لوحظ أن أغلفة البادرات المحضنة فى محلول ذو pH4.5 توضح أن هذه الظروف الحامضية تشجع الاستطالة . كيف يمكن تفسير هذه الظاهرة ؟

١٨ - ٥ عرف: الحركة التأثيرية الحلزونية - الحركة التأثيرية العليا - الحركة التأثيرية - الانتحاء - الساعة الحيوية .

١٨ - ٦ إشرح النظريات الحديثة التى تفسر حدوث الانتحاء الضوئى والأرضى فى النباتات .

١٨ - ٧ ما هى التفسيرات المتوقعة للسيادة القمية ؟ ولماذا تثبط الأوكسينات نمو البراعم الجانبية بينما لا تؤثر على البراعم الطرفية ؟

١٨ - ٨ كيف توضح حقيقة أن الأوكسينات عند تركيزات منخفضة نسبياً ربما تشجع استجابة معينة بينما عند تركيزات مرتفعة نسبياً تثبط نفس العملية ؟ هل النشاط الجزيئى للأوكسين يختلف عند التركيزات العالية ؟

١٨ - ٩ ناقش التفسيرات الحديثة التى تختص بدور الهرمونات النباتية فى عملية التساقط .

١٨ - ١٠ ما هو نسيج الكالوس ودوره فى النبات الكامل ؟

قراءات مقترحة

Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology*. London: Leonard Hill Books.

Cleland, R. 1971. Cell wall extension. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 22:197–222.

Evans, M.L. 1974. Rapid responses to plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 25:195–223.

Firn, R.D., and J. Digby. 1980. The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 31:131–148.

Marré, E., P. Lado, F. Rasi-Caldogno, R. Colombo, M. Cocucci, and M.I. de Michelis. 1975. Regulation of proton extrusion of plant hormones and cell elongation. *Physiol. Vég*. 13:797–811.

Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.

Morré, D.J., and J.H. Cherry. 1977. Auxin hormone–plasma membrane interactions. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.

Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Monroy, eds., *Current Topics in Developmental Biology*. vol. 11. *Pattern Development*. New York: Academic Press.

Rubery, P.H. 1981. Auxin receptors. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 32:569–596.

Sexton, R., and J.A. Roberts. 1982. Cell biology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 33:133–162.

Thimann, K.V. 1977. *Hormone Action in the Whole Life of Plants*. Amherst: University of Massachusetts Press.

الفصل التاسع عشر



الجبريلينات

Gibberellins

تأثير تغيرات تركيزات حمض الجبريليك (gibberellic acid) فى محاليل غذائية على نباتات الذرة Corn (Zea mays) . تركيزات (GA_3) من اليسار إلى اليمين كالآتى (١) المقارنة (كنترول) (خالى من الهرمون النباتى) (٢) ٠,٠٠٥ جزء فى المليون (ppm) (٣) ٠,٠٥ ppm (٤) ٠,٥ ppm (٥) ٥,٠ ppm .

مهداه من : Courtesy of R.N. Arteca, The Pennsylvania State University



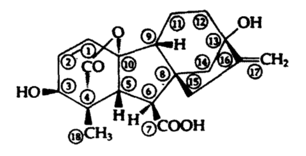
لقد أدى مرض الباكانا[١] أو ما يسمى بالباورات الهوجاء (foolish seedling) – والذى سبب تأثيرات مدمرة على اقتصاديات الأرز فى اليابان خلال القرن التاسع عشر وبداية القرن العشرين – إلى اكتشاف والتعرف على صفات ومميزات الجبريلينات gibberellins – وفى أواخر القرن التاسع عشر وصف المزارعون اليابانيون أن نباتات الأرز المصابة بالمرض كانت أطول وأشحب لوناً (مصفرة Chlorotic) عن مثيلاتها الطبيعية ، وكانت النباتات المصابة عقيمة sterile وخالية من الحبوب (59) ، وهذا مهماً من الناحية الزراعية ، ووصل الفقد فى المحصول إلى حوالى ٤٠٪ ، ولقد اهتم العلماء اليابانيون بأسباب المرض ومقاومته .

وفى بداية القرن العشرين ابتدأ فى وضع برنامج مكثف للأبحاث لمعرفة سبب المرض . وفى أول الأمر أثبت علماء أمراض النبات اليابانيون العلاقة بين مرض البادرات « المجنونة » bakanae وفطر الجبريللا فيوجيكوروى (Gibberella fujikuroi) وافترض ساوادا Sawada (63) أن هذا المرض ينتج عن شيء ما يفرزه الفطر ، ولقد دعم هذا الافتراض تجريبياً بالعالم كُوروساوا Kurosawa (40) ، وهو الذى أثبت أن راشح الفطر المعقم سبب أعراض مرض البادرات « المجنونة » bakanea وذلك فى بادرات الأرز الطبيعية أى الغير مريضة – ونحن نعرف الآن أن الفطر الزقى ascomycete وهو (Gibberella fujikuroi) يمثل المرحلة الكاملة أو الجنسية وفطر (Fusaruim monileform) يمثل المرحلة اللاجنسية من الفطر – أى أن الإثنان يمثلان فطراً واحداً ذو مرحلتين – وفى عام ١٩٣٥ م تمكن يابوتا وهاياشى Yabuta & Hayashi (79) من عزل حالتين بللورتين من المواد النشطة من راشح مزرعة الفطر (G. Fujikuroi) وسميت هاتين المادتين جبريلين (أ) ، (ب) gibberellin A&B وفى عام ١٩٥٤ م تحدد التركيب الكيمائى لحمض الجبريليك (GA) وفى نفس الوقت تمكن الباحثون فى انجلترا وهم برين Brian ، وبونوو Bonow وإلسن Elson ، كروس Cross وآخرون من عزل والتحقق من أحد أفراد الجبريلين (أنظر إلى مرجع 58) . كذلك عزل العلماء الأمريكان وعلى رأسهم ستودولا Stodola ومساعدوه حمض الجبريليك (GA_3) من راشحات فطر (Gibberella fujikuroi).

ومنذ الاكتشاف الأول لحمض الجبريليك (GA_3) فى راشحات الفطر – لاحظ العلماء الانتشار الواسع لحمض الجبريليك فى النباتات الراقية .

---

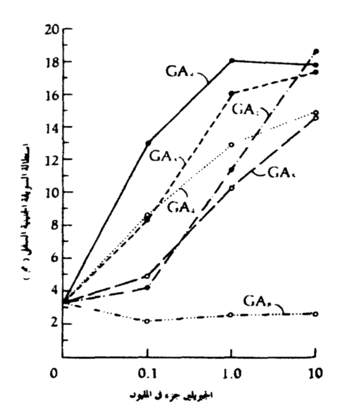
(١) كلمة bakanae كلمة يابانية وهى تعنى foolish وهذه البادرات تستطيل بسرعة كبيرة ثم تموت بعد ذلك لذلك فقد عرف بمرض البادرات الهوجاء نظراً لنموها الأهوج أو الاستطالة السريعة جداً .



gibberellic acid (GA_3)

كيمياء الجبريلينات Chemistry of Gibberellins

لقد عزل إثنان وخمسون نوعاً من الجبريلين حتى الوقت الحاضر . وفى بعض الحالات وجد سبعة أنواع من الجبريلين فى النبات الواحد – فمثلاً عزل من نبت نبسة (Pisum sativum) جبريلين ١٧ ، ٣٨ ، ٤٤ ، ٩ ، ٢٠ ، ٢٩ ، ٥١ ، GA_{17}, GA_{38}, GA_{44}, GA_9, GA_{20}, GA_{29}, GA_{51}, وكل الجبريلينات لها المقدرة على تشجيع استطالة الساق sten elongation أو انقسام الخلية cell devision أو الإثنان معاً فى النباتات ولكن فعاليتها تختلف بدرجة كبيرة (لاحظ شكل ١٩ – ١) .



شكل ١٩ – ١ : تنشيط استطالة السويقة الجنينية السفلى للخس (Lactuca sativa) – قيس نمو السويقة الجنينية السفلى بعد ثلاثة أيام من المعاملة – كل نقطة على الرسم تمثل متوسط ثلاثون بادرة .

Reproduced from data of V.K. Rai and M.M. Laloraya. 1967 Physiol, Plant 20: 879

ويوضح شكل (١٩ – ٢) التركيبات الكيمائية الأساسية لأثنى عشر جبريلينا حراً وموجودا طبيعيا فى النباتات .

GA1 GA3 GA4

GA7 GA19 GA24

GA27 GA36 GA37

GA39 GA46 GA52

شكل ١٩ – ٢ : التركيبات الكيمائية لإثنى عشر جبريلينا حراً موجوداً طبيعياً – ويرجع الاختلاف أساساً لموضع وعدد الإحلالات (البدائل) المختلفة .

ولقد أوضح كلاً من هدين ،وماكميلان وفينى Hedden MacMillan and Phinney (24) التركيبات الكيمائية لإثنين وخمسين من أنواع الجبريلين المعروفة والمحققة التركيب – ونستطيع أن نرى من أول لمحة أن جميع الجبريلينات تتشابه مع بعضها بدرجة كبيرة من الوجهة الكيمائية ، فكلها لها نفس الهيكل الكربونى العام وتتشابه تركيبياً والجبريلينات تنتمى كيمائياً إلى مجموعة كبيرة من المركبات الموجودة طبيعياً وتسمى التربينويدات terpenoids ، والتى يوجد عدد كبير منها فى النباتات مثل الستيرولات Sterols والكاروتنويدات Carotenoids . والتربينويدات terpenoids تبنى من وحدات ذات خمس ذرات كربون وتسمى وحدات أيزوبرين isoprene unit – وتكون الوحدتان من أيزوبرين مركب التربين الأحادى monoterpene [C-10] – والثلاث وحدات تكون ما يسمى التربين مرة ونصف sesquiterpene (C-15) – أما الأربع وحدات فتكون التربين الثنائى diterpene [C- 20] المنشىء الوسطى immediate precursor للجبريلين مركب ثنائى التربين يسمى كوارين Kaurene . والجبريلينات هى مركبات تتكون من هيكل [ent- gibberellane] وهو يتكون من عشرين ذرة من الكربون أو من هيكل [ent- 20 norgib berellane] وهو يتكون من تسع عشرة ذرة كربون – وتتميز أحماض الجبريلين عن بعضها فى وجود أو عدم وجود تركيب اللاكتون lactone configuration (استر داخلى) فى حلقة (أ) – والبدائل أو الإحلالات خصوصاً مجاميع الهيدروكسيل (OH) حول التركيب الحلقى ككل – وتتحول الجبريلينات فيما بينها بسهولة فى الكائن الحى عن طريق إحلالات مجاميع الأيدروكسيل (OH) – وهذه العملية ربما تكون مهمة فى إنتاج الصورة النشطة زيادة عن الصور الغير نشطة والعكس بالعكس ، ويعتمد هذا على وجود إنزيمات تحفيز مجاميع الهيدروكسيل hydroxylating enzymes خلال المراحل التطورية المختلفة للنبات .

التمثيل (البناء) الحيوى للجبريلين Gibberellin Biosynthesis

ترجع معظم معلوماتنا عن البناء الحيوى للجبريلين فى النباتات إلى الدراسات الخاصة بالبذور الغير ناضجة – ولقد قام وست West ومساعدوه (74) بتجارب على الإندوسبرم السائل للبذور الغير مكتملة أنجزت معظم هذا العمل الابتدائى . ولم تترك تجارب النظائر المشعة radioactive isotope أى شك على مشاركة الخلات acetate كمُنْشىء أولى primary precursor لبناء الجبريلين (لاحظ شكل ١٩ – ٣) . ودلت الأبحاث أيضاً كما هو الحال فى العديد من المسالك البناء حيوية ، أن انتقال مجاميع الخلات النشطة active acetyl

groups يقوم به المرافق الإنزيمى أ – Coenzyme A [CoA] ، وهو المرافق المتخصص فى نقل مجاميع الخلات وتتضمن الخطوات القليلة الأولى للبناء الحيوى للجبريلين تكوين ثلاثة جزيئات من خلات المرافق الإنزيمى – أ (acetyl CoA) وتكثيفهم النهائى لتكوين حمض الميفالونيك mevalonic acid . وفى وجود جزيئين من ATP وأحد إنزيمات التنشيط Kinase enzyme يفسفر حمض الميثالونيك فى خطوتين ليكون حمض الميڤالونيك بيروفوسفات mevalonic acid pyrophosphate – وتحدث عملية نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation لحمض الميڤالونيك بيروفوسفات وذلك فى وجود ATP وأحد إنزيمات نزع مجموعة الكربوكسيل فينتج مركب إيزوبنتيل بيروفوسفات isopentyl phosphate pyro– IPP – وهذا المركب هو وحده أيزوبرينويد isoprenoid ذو خمس ذرات كربون ويشتق منها كل الكارتنويدات carotenoids والجبريلينات gibberellins وحمض الأبسيسيك (ABA) وجزء من السيتوكينينات cytokinins وتحدث لمركب (Ipp) إيزوبنتيل بيروفوسفات « عملية تشابه » isomerization ويتكون مركب ثنائى مثيل أليل بيروفوسفات dimethylallyl pyrophosphate – وهو يكون الخطوة الأولى فى اتجاه بناء التربنويدات المتقدمة higher terpenoids . وتفاعل التشابه السابق ذكره يُحفزه إنزيم Ipp isomerase . ويعمل مركب (Ipp) كمستقبل لمركب آخر من نوعه IPP ويعطى تفاعل التكثيف مركب ذو عشر ذرات من الكربون ويسمى جيرانيول بيروفوسفات geraniol pyrophosphate – وبإضافة وحدتان متتاليتان من مركب IPP إلى مركب geraniol pyrophosphate يؤدى إلى تكوين فارنيزول بيروفوسفات Farnesol pyrophosphate C-15 أولاً ثم بعد ذلك يتكون مركب (diterpene geranylgeraniol pyrophosphate C-20) – ويتحول بعد ذلك هذا المركب إلى مركب diterpene alcohol copalyl pyrophosphate أولاً ثم بعد ذلك إلى كوارين Kaurene – ويتحول الكوارين kaurene بسهولة إلى جبريلين فى النباتات . وفى النهاية يجب أن نتذكر أن ميلبورو Milborow (49) أوضح أن حمض الأبسيسيك abscisic acid وهو مركب sesquiterpenoid يُبنى من الميفالونات mevalonate ويتبع نفس الخطوات المبدئية لمسلك الجبريلين . ومن الجدير بالذكر أن كلا المنظمين regulators يكونان متضادان فى بعض نظم النمو النباتية المعينة ، هذا ويُنتج فى البلاستيدات الخضراء كميات كبيرة من الجبريلينات وحمض الأبسيسيك (49)

CoA

$CH_3{-}COOH \rightleftharpoons CH_3{-}\overset{O}{\overset{\|}{C}}{-}CoA$ (acetyl CoA, CoA) $\rightleftharpoons$

acetate — acetyl CoA

acetyl CoA — CoA

$CH_3{-}\overset{O}{\overset{\|}{C}}{-}CH_2{-}\overset{O}{\overset{\|}{C}}{-}CoA \rightleftharpoons CH_3{-}\overset{OH}{\overset{|}{C}}(CH_2{-}COOH){-}CH_2{-}\overset{O}{\overset{\|}{C}}{-}CoA$

acetoacetyl CoA — hydroxylglutaryl CoA

2NADPH₂ → 2NADP⁺

$\longrightarrow CH_3{-}\overset{OH}{C}(CH_2{-}COOH){-}CH_2{-}CH_2OH \rightleftharpoons$ (2ATP → 2ADP)

mevalonic acid

$CH_3{-}\overset{OH}{C}(CH_2{-}COOH){-}CH_2{-}CH_2O{-}P{-}P$ (ATP → ADP + P, CO) $\rightarrow (H_3C)(H_2C)C{-}CH_2{-}CH_2O{-}P{-}P$

mevalonic acid pyrophosphate — isopentenyl pyrophosphate

$\longrightarrow (H_3C)_2C{=}CH{-}CH_2O{-}P{-}P$ (PP → P-P) $\rightarrow$ geranol pyrophosphate

dimethylallyl pyrophosphate — geranol pyrophosphate

(PP → P—P) $\longrightarrow$ farnesol pyrophosphate (PP → P P) $\rightarrow$

farnesol pyrophosphate

geranylgeraniol pyrophosphate ---- Amo 1618, CCC, Phosfon D ⬇ ---→

geranylgeraniol pyrophosphate

copalyl pyrophosphate ---- Phosfon D ⬇ ---→ kaurene

copalyl pyrophosphate — kaurene

↓

gibberellins

شكل ١٩ - ٣ : الخطوات التمثيل حيوية المؤدية لتكوين الجبريلينات من الخلات - لاحظ أماكن الفعل التثبيطي لمركبات آمو ١٦١٨ Amo-1618 - والسيكوسيل CCC - وفسفون د phosphon D

الجبريلينات المرتبطة Bound Gibberellins

تشيع عمليات التحول الداخلى بين الجبريلينات فى الأنسجة النباتية – وتوجد أدلة توضح أن الجبريلين المرتبط يوجد فى الأنسجة النباتية على صورة جليكوسيدات الجبريلين gibberellin glycosides (أى المرتبط مع السكر) ، ولا يعرف العلماء ما إذا كانت هذه الظاهرة تعتبر ميكانيكية لعدم التنشيط inactivation أم للتخزين storage ، ويعتقد أن الجبريلين المرتبط يوجد فى العصير النازف bleeding sap من أشجار الإسفندان[١] maple والدردار[٢] elm وبذور الفاصوليا النامية وبذور البسلة النامية (Pisum sativum) والمستنبتة ونبات مجد الصباح اليابانى[٣] Japanese morning glory (لاحظ مرجع 52) .

مضادات الجبريلينات أو معوقات النمو Antigibberellins or Grouth Retardants

خلال العقدين الأخيرين تمكن العلماء من تخليق عدد من المركبات التى لها تأثير مضاد للجبريلين على نمو النبات – ونحن نشير إلى المركبات المضادة للجبريلين باسم معوقات النمو وأشهر هذه المركبات هى آمو ١٦١٨ (AMO 1618) 2. isopropyl 4- (trimethylammonium) chloride)-5- methylphenyl piperidine carboxylate ومركب السيكوسيل (cycocel, ccc) tributyl β - chlorsoethyltrimethylammonium chloride ومركب فوسفون – د (phosphon D) -2,4- dichlorobenzyl phosphonuim chloride وكذلك مركب [ب – ٩٥ أو ب – ٩ أو ألار] (N- dimethylammino succinamic acid β -995, B- nine, alar) – ويوضح شكل (١٩ – ٤) التركيبات الكيمائية لثلاثة من المعوقات المعروفة بتثبيطها للبناء الحيوى للجبريلينات .

وأظهرت الدراسات أن التأثير المثبط لمعوقات النمو يمكن إبطاله باستعمال حمض الجبريليك (GA) – فمثلاً وجد لوكهارت (64) Lockhart أن التأثير المثبط لكل من السيكوسيل [CCC] والفوسفون – د [phosphon-D] على استطالة ساق الفاصوليا أمكن التغلب عليها بالكامل باستعمال GA_3 وفى دراسة أخرى وجد كند ، ونيمان ولانج Kende, Nannemann and Lang (34) أن الآمو ١٦١٨ ، والسيكوسيل [Amo 1618 and

(١) هذا النبات من العائلة الإسفندانية Aceracene واسم الجنس العلمى (Acer) أى جنس الاسفندان ويتبعه العديد من الأنواع – A-cer اسم لاتينى كلاسيكى .

(٢) هذا النبات من نباتات العائلة الدردارية Ulmacene واسم الجنس العلمى (Ulmus) ويتبعه العديد من الأنواع Ul-mus كلمة لاتينية قديمة تعنى elm .

(٣) يتبع هذا النبات العائلة العلاقية Convolulacene واسمه العلمى Roth (Ipomaea nil) وقد يطلق عليه أحياناً اسم (I. imperialis) وكلمة Ipomae - a يونانية تعنى الحشيشة الملتفة الدافقة وهو اسم ليس له مدلول معين هنا . وقد يعرف هذا النبات عربيا خطأ باسم ميث الخشن .

$Cl^- \cdot$ (piperidine)N—C(=O)—O—(ring, HC(CH_3)_2)—$N^+(CH_3)_3$

Amo-1618

(Cl, Cl ring)—CH_2—$P^+(C_4H_9)_3 \cdot Cl^-$

phosfon D

$Cl—CH_2—CH_2—N^+(CH_3)_2—CH_3 \cdot Cl^-$

CCC

شكل ١٩ - ٤ : التركيبات الكيمائية لمعوقات النمو (آمو ١٦١٨) (CCC) سيكوسيل (فوسفون - د)

CCC] تثبط إنتاج A^3 فى مزارع فطر الجبريللا Gibberella ولكن هذين المعوقين لم يؤثرا على نمو الفطر بأى طريقة أخرى . ومن هذه الدراسة والدراسات الأخرى نستطيع أن نستنتج ونستخلص أن آمو - ١٦١٨ ، سيكوسيل وفوسفون - د [Amo-1618, CCC and Phosfon-D] تعيق نمو النبات وذلك بتثبيط البناء الحيوى للجبريلين (GA) (لاحظ شكل ١٩ - ٣) . وبعض العلماء يجادلون فى الرأى السابق ويعتقدوا أن معوقات النمو تنتج تأثيرها وذلك بتداخلها وتضاربها مع فعل الجبريلين أكثر من إعاقتها وإيقافها للبناء الحيوى للجبريلين بطريقة ما - يجب أن نتذكر مهما كان - أنه فى الأنسجة النباتية إذا كانت الاستجابة للجبريلين تعتمد كلياً على الإمداد الخارجي منه exogenous supply فإننا نجد أن الجرعات القوية من معوقات النمو تكون ذات تأثيرات ضعيفة (43) .

ومن خلال الدراسات الكشفية الكيمائية الجيدة تمكن وست west ومساعدوه من تحديد المكان الفعلى (الحقيقى) actual site لتثبيط (أمو ١٦١٨ ، وسيكوسيل وفوسفون - د) بالضبط وبدقة متناهية (14, 15, 65) - والثلاث معيقات السابقة الذكر توقف تحول مركب geranylgeraniol pyrophosphate إلى مركب Copalyl pyrophosphate وبذلك تعيق وتثبط بناء الكوارين Kaurene والمركبات الأخرى الجبريلينات التى تشتق من هذا المركب الوسطى (kaurene) .

ومعيق الفوسفون د [phospfon-D] يبدوا أنه أقل تخصصا فى أثره التثبيطى بالمقارنة بأمو - ١٦١٨ والسيكوسيل - لأنه يثبط كذلك تحويل مركب copalyl pyrophosphate إلى كوارين kaurene (لاحظ شكل ١٩ - ٣) .

وبالإضافة إلى حمض الأبسيسيك abscisic acid فإن هناك مركبان من ثنائى التريبنويد diterpenoids موجودان بصفة طبيعية وهما epiallogibberelli acid و atracty ligenin يثبطا نشاط حمض الجبريليك - ولكن نحن نعلم القليل عن ميكانيكية هذا التثبيط .

إنتقال الجبريلين Gibberellin transport

أسست معظم الدراسات التى تخص إنتقال الجبريلين فى النبات على دراسة حركة الجبريلين المستعمل خارجيا externally applied أو الجبريلين النشط إشعاعيا والمستعمل خارجيا exogenous فى السيقان المفصولة excised stem أو قطع الأعناق الورقية petioles أو قطع من غمد الريشة coleoptile .

وأظهرت هذه الدراسات أن إنتقال الجبريلين يكون فى أغلبه غير قطبيا nonpolar (على الرغم من أن بعض الباحثين يدعوا أنهم لاحظوا الإنتقال القطبى فى بعض الحالات) . وينتقل الجبريلين (GA) فى اللحاء تبعا لنمط السريان flow pattern مشابها بذلك إنتقال الكربوهيدرات والمواد العضوية الأخرى ولقد عزل الباحثون الجبريلينات من العناصر الغربالية (للحاء) ولقد وجد كذلك أن الجبريلين ينتقل فى نسيج الخشب بسبب الحركة الجانبية lateral movement بين النسيجين الوعائيين ، ونحن لا نعرف الميكانيكية الفعلية أو الحقيقية لانتشار الجبريلين من مصدر تمثيله الحيوى إلى مكان عمله أو أثره (مراكز النمو) .

growth centers ، ويبدوا أنه لا توجد ميكانيكية خاصة لانتشار وتوزيع الجبريلين خلاف الميكانيكيات المنظمة لحركة النواتج الأيضية metabolite فى النظام الوعائى .

الاختبارات الحيوية Bioassays

على الرغم من أن الباحثين قد حسنوا من طرق عزل الجبريلين وعملوا طرق تحليلية كيمائية متقدمة خلال العقد الأخير ، إلا أن الاختبارات الحيوية لعبت دورا مهما خلال مراحل عزل وتحديد التركيب الكيمائى للجبريلين ، ونورد فيما يلى ملخصا لبعض هذه الاختبارات الحيوية ذات الأهمية التاريخية :-

الذرة القذمية Dwarf Corn

وفى هذا الاختبار يستعمل محلول من حمض الجبريليك ويضاف إلى لُوسين (Ligule) الورقة الأولى لبادرات الذرة القزمية ويسبب ذلك استطالة واضحة للعقدة التالية أو الغمد الورقى – ويحتاج هذا الاختبار لفترة عشرة أيام وله القدرة على كشف حوالى عشرة نانوجرامات nanograms من حمض الجبريليك (GA_3)

البسلة القزمية Dwarf pea

ويستعمل محلولاً من الجبريلين إلى البادرات ويتسبب ذلك فى تشجيع استطالة الساق – وقياس طول السويقة الجنينية العليا epicotyl بعد خمسة أيام من بدأ الاختبار وهذا الاختبار حساس لكمية من الجبريلين فى حدود واحد نانوجرام .

السويقة الجنينية السفلى للخس Lettuce hypocotyl

وفى هذا الاختبار – توضع البادرة بالكامل فى محلول من حمض الجبريليك لمدة ٢ – ٣ يوم – ويؤخذ استطالة السويقة الجنينية السفلى كدليل على الاستجابة لحمض الجبريليك – والكمية الصغرى من حمض الجبريليك الممكن اكتشافها فى هذا الاختبار – تكون فى حدود ١,٠ نانوجرام .

ورقة الشوفان Avena leaf

تحضن القطع الورقية لمدة ثلاثة أيام ثمّ تقاس الزيادة فى الطول والكمية الصغرى الممكن اكتشافها فى هذا الاختبار تكون فى حدود واحد نانوجرام .

اندوسبرم الشعير Barley endosperm

وهذا الاختبار هو الأوسع انتشاراً – وفى هذا الاختبار تحضن أنصاف من حبوب الشعير (النصف الخالى من الجنين) فى محلول حمض الجبريليك [GA_3] لمدة يوم واحد.– وفى وجود الجبريلين فإن يُشجع نشاط إنزيم الأميليز amylase وتقل كمية النشا وتزداد كمية السكرات المختزلة – وهذا الاختبار له القدرة على كشف كميات قليلة من الجبريلين تصل إلى ٢,٠ نانوجرام من حمض الجبريليك [GA_3]

ورقة نبات الحميض Rumex leaf

إذا حضنت أقراص أو قطع أوراق الحميض فى محلول من الجبريلين فإنها تحتفظ بالكلوروفيل بكميات معنوية مدة أطول من معاملة المقارنة (الكنترول) – وفترة هذا الاختبار الحيوى تستمر تقريباً لمدة خمسة أيام – وتكشف عن كميات من حمض الجبريليك [GA_3] فى حدود ٢, نانوجرام .

ولقد حوَّر البحاث هذه الاختبارات الحيوية باستعمال خامات نباتية مختلفة – والاستجابات الرئيسية والأساسية المذكورة لكل اختبار حيوى تستعمل بصفة عامة لاكتشاف الجبريلينات فى المستخلصات النباتية – وعلى الرغم من أن الباحثين قيموا وجود النشاط الجبريلينى فى المستخلصات النباتية باستعمال الاختبارات الحيوية – إلا أن التحليل الكيمائى والخصائص التركيبية الكيمائية للمركبات الموجودة قد عُينت بتعريض المستخلصات إلى التحليل الكروماتوجرافى الغازى gas chromatography – وإلى طرق مشتركة بين التحليل الكروماتوجرافى الغازى ومطياف الكتلة mass spectroscopy – كذلك طرق التحليل الكروماتوجرافى السائل تحت ضغط عالى high pressure liquid chromatography وطرق أخرى .

التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

تقارن الجبريلينات عادة فى نشاطها البيولوجى بالأوكسينات وفى الواقع فإن هذين القسمين من الهرمونات النباتية فى بعض الحالات يتشابهان فى التأثير – فمثلاً يشجع كلا من الجبريلينات وأندول حمض الخليك IAA استطالة الخلية cell elongation – وتسبباً تكوين الثمار اللابذرية parthenocarpy ، ويشجعا النشاط الكمبيومى Cambial activity وبناء الأحماض النووية وبناء البروتين – وفى الواقع فإننا سنرى فيما بعد أن الجبريلينات تتشابه فى نشاطها مع السيتوكينينات cytokinins . ويعتقد أن الهرمونات النباتية الكبرى major phytohormones تعمل عن طريق مستقبلات متشابهة Similar receptors أو مسالك أيضية متشابهة أو تركيبات خلوية متشابهة . وهذا المظهر من مظاهر النشاط الهرمونى النباتى هو أحد المجالات الشيقة والمهمة فى الأبحاث الحديثة .

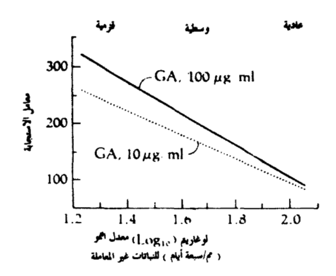
وسنغطى فى المناقشة التالية تأثير الجبريلينات على التقزم dwarfism ، الحنبطة والتزهير bolting and flowering – كذلك تثبيط الضوء لنمو الساق ligh-inhibited stem

growth – والثمار اللابذرية parthenocarpy وتحريك الكربوهيدرات المخزنة أثناء الإنبات
mobilization of storage Carbohydrates during germination

التقزم الوراثى Genetic Dwarfism

من أهم الخواص الملفتة للجبريلينات هى مقدرتها فى التغلب على الطرز المظهرية للتقزم الوراثى فى نباتات معينة – وفى بعض الأحيان فإن التقزم الوراثى يرجع إلى طفرة جينية gene mutation ومن أحسن الأمثلة على ذلك هى إحدى طفرات نبات الذرة تسمى (d5) -5- dwarf والتى ترجع إلى حدوث طفرة فى جين واحد single gene mutation ويظهر الطراز المظهرى phenotype لهذه الطفرة قزمياً بسبب نقص الجبريلينات – ويحدث التطفر إيقاف المسلك الأيضى لبناء الجبريلين فى الخطوة بين Copalyl pyrophosphate والكوارين Kourene (لاحظ شكل ١٩ – ٣) – وكما هو معروف فبدون الكوارين لا تنتج الجبريلينات . وبصفة عامة فإن النباتات التى لها مثل هذا النموذج من التقزم تكون سلامياتها قصيرة ويكون حجمها فى حدود ($\frac{١}{٥}$) حجم النباتات العادية . ولهذا السبب فإن استعمال الجبريلين لطفرة (d5) أو إحدى الصفرات الجينية المفردة المتقزمة single gene dwarf mutant مثل البسلة(Pisum sativum)والفول (Vicia Faba) وفاصوليا ملتيفلورس(Phaseolus multiflorus) يتسبب فى استطالة هذه الطفرات حتى تصير غير مميزة عن نظائرها من النباتات العادية (الغير مطفورة) (4). وعندما يحدث تغيير الطراز المظهرى phonotype لنبات ما ذو طراز جينى واحد one genotype – وذلك باستعمال المعاملات الكيمائية أو الطبيعية – فإنه يماثل أو يحاكى mimic الطراز المظهرى لنبات آخر ذو طراز جينى مختلف – تسمى هذه الظاهرة بالنسخة المظهرية phenocopy .

والجبريلينات لها تأثير قليل عندما تستخدم للنباتات العادية ويوضح شكل (١٩ – ٥) تأثير الجبريلينات على النباتات القزمية ومتوسطة الطول والعادية لنباتات البسلة – لاحظ عدم وجود الاستجابة فى النباتات العادية والاستجابة الممتازة فى نباتات البسلة القزمية – لاحظ أيضا أن الاستجابة تزداد بزيادة تركيز الجبريلين المستعمل .



شكل ١٩ – ٥ : العلاقة بين معدل النمو والاستجابة لسلالات مختلفة من البسلة لحمض الجبريليك – ويساوى معامل الاستجابة متوسط الزيادة فى النمو للنباتات المعاملة مقسومة على متوسط الزيادة فى النمو للنباتات الغير معاملة ومضروبة فى رقم ١٠٠ . **From P.W. Brian and H.G. Hemming. 1955. Physiol.Plant. 8:669**

وعلى الرغم من أن تقزم نباتات معينة يرجع إلى نقص الجبريلينات إلا أن بعض النباتات المتقزمة لا تستجيب للإضافة الخارجية للجبريلينات ولا يوجد بينها اختلاف فى المحتوى الجبريلينى وبين النباتات العادية – ويقترح بعض الباحثون أن مثل هذه النباتات المتقزمة ربما تحتوى على مستقبلات غير نشطة أو فعالة ineffective receptors أو بها إعاقة أيضية metabolic blockage أو من المحتمل أنها تحتوى على كمية زائدة من المثبطات الطبيعية natural inhibitors – وكل هذه الاقتراحات أو الافتراضات مهمة ولكنها ليست لها قيمة بدون الدليل التجريبى الكافى .

« الْحَنْبَطَة » أى إنتاج الأفرع الزهرية(١) وإزهارها

Bolting and Flowering

وبالإضافة إلى دور الجبريلينات فى استطالة السلاميات – تقوم الجبريلينات بدور أو وظيفة العامل المنظم controlling factor للتوازن بين نمو السلاميات فى النباتات ذات النمو المتورد(١) rosette وتطور إنماء الأوراق – وفى مثل هذه النباتات يكون تطور إنماء الأوراق غزيراً profuse ولكن نمو السلاميات يكون معاقاً – وقبل المرحلة التكاثرية مباشرة

(١) فى العديد من النباتات يتكاثف خروج الأوراق من الساق القزمية ذات السلاميات الدقيقة جداً مثل الجزر والخس وذلك خلال فترة النمو الخضرى وتظهر الأوراق كما لو كانت تخرج من الجذر – وبالتالى فإن مظهر نمو الأوراق يشابه تكدس بتلات الورد ولذا فإنه يعبر عنها بالنباتات المتوردة المظهر – وإذا ما هيئت لهذه النباتات الظروف المواتية للإزهار فإن أفرع زهرية تستطيل لها وتحمل فى النهاية أزهارها (أعضاء تكاثرها الجنسى) وقد تُعرف هذه الحالة بين علماء الزراعة « بالحنبطة » .

تستطيل السلاميات بدرجة مدهشة وفى بعض الأحوال تستطيل السوق من خمسة إلى ستة أضعاف الارتفاع الأصلى للنبات .

وعادة يكون مثل هذا النوع من النباتات نباتات ذات نهار طويل متوردة rosetted long day plants والتى تحتاج إلى عدد من الساعات ذات حد أدنى من طول النهار لتستطيل سيقانها bolt وتزهو أو تكون مثل هذه النباتات المتوردة من النباتات التى تحتاج إلى التعرض لدرجات حرارة باردة Cold-requiring حتى تستطيل سيقانها وتزهر – فإذا حفظت هذه النباتات تحت ظروف اليوم القصير فى الحالة الأولى ولم تتعرض لدرجات الحرارة الباردة فى الحالة الثانية – فإن هذه النباتات تظل فى الحالة المتوردة . ومعاملة هذه النباتات بالجبريلين أثناء هذه الظروف التى لو تركت فيها تلك النباتات لن تزهر – فإن هذه المعاملة تسبب استطالة سيقان هذه النباتات وإزهارها (41, 43, 70) ولقد تمكن الباحثون من فصل عملية استطالة الساق bolting عن عملية الإزهار وذلك بالتحكم فى كمية الجبريلين المستعملة – وإذا كانت جرعة الجبريلين المستعملة صغيرة فإن السيقان تستطيل ولا تزهر النباتات (59) .

وأدى فصل عملية استطالة الساق عن الإزهار فى النباتات المتوردة والمعاملة بالجبريلين إلى اقتراح بعض الباحثين أن الإزهار يكون نتيجة غير مباشرة لمعاملة الجبريلين . وتنبيه استطالة الساق يتطلب إنتاج العديد من المركبات اللازمة لاستمرار مثل هذا النمو السُلمى (internodal growth) وبعض هذه المركبات سواء بوجودها أو بتركيزها ربما تؤدى فى النهاية إلى تكشف الأصول أو المُنْشِئات الزهرية floral primordia – هذا بالإضافة إلى أن معاملة النباتات ذات النهار القصير short-day plant بالجبريلين والموضوعة تحت ظروف الفترة الضوئية الغير ملائمة للإزهار لا يشجع إزهارها (66) . وفى الواقع ، على الأقل فى حالة واحدة ، تتسبب معاملة النباتات ذات النهار القصير بالجبريلين والموضوعة تحت الظروف المواتية والمشجعة للإزهار فى الإقلال من أزهارها (23) .

ويرجع السبب فى أن النباتات المتوردة تظل فى الحالة المتوردة أو تستطيل سيقانها وتزهر إلى كمية الجبريلين الطبيعى الأصلى native gibberellin الموجودة فى النبات – فمثلاً توجد بعض الأدلة توضح وجود كميات كبيرة من المواد الطبيعية المشابهة[1] للجبريلين native gibberellin- like substances فى النباتات المتوردة التى استطالت سيقانها

(١) لا يعنى هذا أنها ليست جبريلينات ولكن يستخدم هذا الاصطلاح دائماً بين علماء الفسيولوجى حيث أنهم يستخدمون طرق التقدير الكيمائية والحيوية ويخشى وجود مركبات معها تعطى نفس التأثير ولا يتم بهذه الطرق التعرف على التركيب الكيمائى للمادة أو المواد .

بمقارنتها بالنباتات المتوردة التى لم تَستطل سيقانها – هذا بالإضافة إلى وجود تركيزات عالية من المواد المشابهة للجبريلين فى نباتات الكريزانثم (Chrysanthemum morifium المتوردة صنف (شوكان shuokan) ذات الاحتياج لدرجة الحرارة المنخفضة والتى إستطالت سيقانها ، كذلك وجدت هذه التركيزات العالية فى نبات الرد بيكيا (Rudbeckia speciosa)[1] صنف وندبروث wenderoth ذو اليوم الطويل والتى استطالت سيقانه bolted بالمقارنة بالنباتات التى مازالت فى الحالة المتوردة (22, 53) .

ويشمل تأثير الجبريلين على عملية إنتاج الأفرع الزهرية (الحنبطة) bolting على عمليتى انقسام الخلية cell division واستطالة الخلية cell elongation . وتبدى النباتات التى تستجيب لمعاملة الجبريلين زيادة واضحة فى معدل انقسام الخلية فى المنطقة المرستيمية التحت قمية subapical meristem – كما أُثبت هذا فى الأبحاث الخاصة بمعوقات النمو والتى تضاد الجبريلين – وعلى سبيل المثال فإن معوقات النمو [أمو – ١٦١٨ ، سيكوسيل ، فوسفون – د] تعيق التخليق الحيوى للجبريلين – وهذه المواد تثبط انقسام الخلايا فى منطقة تحت القمة بينما تزيد الاتساع أو التمدد الجانبى Lateral expansion للقمة apex – ولكن إذا استعمل الجبريلين مع أحد هذه المعوقات – فإن تأثيرها يحدث له تعادل neutralized (62) – لاحظ شكل (١٩ – ٦) .

تثبيط الضوء لنمو الساق light-inhibited stem growth

إذا قارنا نمو الساق فى النبات ذو الشحوب الظلامى etiolated بنمو الساق فى النبات النامى فى الضوء فإننا نستطيع أن نستخلص حالاً وبسرعة أن للضوء تأثيراً مثبطاً لنمو الساق – واستخدام الجبريلينات إلى بعض النباتات المعينة والنامية فى الضوء يؤدى إلى زيادة كبيرة فى نمو سيقانها .

هل توجد علاقة أو تفاعل بين الجبريلين الداخلى endogenous gibberellin والضوء الممتص بالنبات ؟ وأدت ظاهرة انعكاس أثر الضوء المثبط لنمو الساق باستخدام الجبريلين إلى اقتراح أن الجبريلين الداخلى يشكل عاملاً محدداً limiting factor فى نمو الساق . والخلاصة الأكثر وضوحاً هو أن الضوء يسبب تثبيطاً لنمو الساق عن طريق تخفيضه لمستوى الجبريلين المتاح أو الميسور فى النبات ، وهذا التثبيط الضوئى يمكن

---

(١) يتبع هذا النبات العائلة المركبة Compositae ويعرف انجليزياً بـ Coneflower وهو من نباتات الزينة . اسم النوع Speciosa أى ذو المنظر البديع Showy أو good looking – أما اسم الجنس فهو تخليداً لذكرى عالم النبات السويدى Olof Rudbeck الذى عاش فى الفترة ما بين ١٦٦٠ – ١٧٤٠ وعاصر لينوس Linnaeus .

المقارنة (الكنترول) | المعاملات

	GA	Amo-1618	Amo-1618 + GA	CCC	CCC + GA	phosphon D
1370	900	2150	975	1600	1000	1700
1760	1480	3200	1400	3000	1500	2400

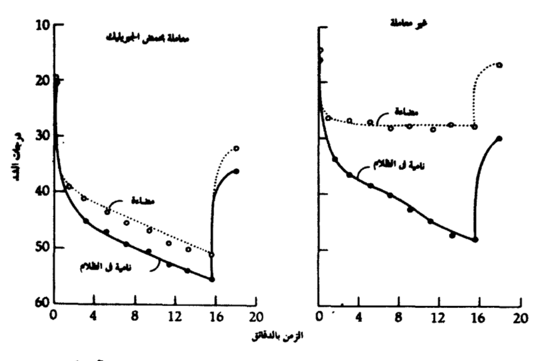
شكل ١٩ - ٦ : كثافة وتوزيع النشاط الانقسامى فى نسيج نخاع ساق الكريزانثمم chrysanthemum والمعاملة بمعوقات النمو أمو - ١٦١٨ وسيكوسيل وفوسفون - د وذلك فى وجود أو عدم وجود حمض الجبريليك (GA) - وكل نقطة تمثل مقداراً واحداً من الانقسام الميوزى - ومعوقات النمو تثبط انقسام الخلية فى منطقة تحت القمة ولكن تسبب الاتساع الجانبى للقمة .

عن : From R.M. Sachs and A.M. Kofranek. 1963. Am J. Bot 50: 772

التغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجى exogerous، على النبات ولكن الأبحاث قد ألقت الشك على هذا الحل البسيط .

ولقد أوضح لوكهارت Lockhart (44) أن زيادة مستوى الجبريلين المتاح أو الميسور يسبب زيادة مطاوعة أو لدونة plasticity جدر الخلايا الحديثة - ولقد ذكرنا سابقاً أهمية لُدونة (مرونة) (plasticity) الجدار الخلوى فى استطالة الخلايا - ولقد أثبت لوكهارت Lokart كذلك أن مرونة الجدار الخلوى تنقص فى الخلايا النامية فى الضوء (لاحظ شكل ١٩ - ٧) .

واستخدام الجبريلين يبطل تأثير الضوء المنقص (المخفض) لمرونة الجدار الخلوى - وأتت الأدلة التى تبين أن الإشعاع الأحمر يثبط تحول مُنْشئ الجبريلين إلى جبريلين - من دراسة استطالة ساق الفاصوليا العادية Phaseolus vulgaris (46) - ومن الواضح أن تثبيط الضوء الأحمر لاستطالة الساق ممكن أن يتغلب عليه باستخدام الجبريلين الخارجى فى



شكل ١٩ - ٧ : لدونة الجدار الخلوى للخلايا التى تستطيل فى ساق البسلة صنف آلاسكا والنامية فى الظلام والضوء وكانت الإضاءة تتكون من ثلاث ساعات من الضوء الأحمر - واستعمل حمض الجبريليك قبل الإضاءة بثلاث ساعات - قيست لدونة الجدار الخلوى بكمية الانحناء المتبقى بعد إزالة الوزن (الثقل) ولم تقل اللدونة بالإضاءة فى حالة استخدام حمض الجبريليك .

عن : From R.M. Klein, ed, 1961. Plant Growth Regulation. Ames: Iowa State University Press.

التجربة السابقة الذكر أى أنه فى هذا النبات على الأقل يوجد الدليل على أن الضوء يسبب نقصاً فى مستوى الجبريلين فى النبات .

ومن الجدير بالذكر أن أبحاث موهر ، موهر - أبوهن Mohr, Mohrd Appuhn, (51,50) دلت على أن هناك جدلاً وشكاً فى نظرية الضوء المسبب لانخفاض مستوى الجبريلين فى النباتات . ولقد وجد أن استطالة ساق بادرات المستردة (الخردل) mustard النامية فى الظلام ينشط ويحفز أيضاً باستعمال الجبريلين - وفى الحقيقة فإن تركيزات الجبريلين اللازمة للحصول على أقصى استجابة تكون واحدة لكل البادرات النامية فى الضوء والنامية فى الظلام - وهذا لا يتأتى إذا كان الضوء يسبب خفضاً لمستوى الجبريلين الميسور فى النبات - ويوجد احتمال أن الضوء يشجع إنتاج المثبطات inhibitors والتى تتعارض وتتداخل مع نشاط حمض الجبريليك (GA) فى استطالة الساق - ولقد وجد الدليل المدعم لهذه الإمكانية أو الاحتمال فى الدراسات الخاصة بنشاط حمض الجبريليك فى استطالة ساق البسلة (33,37) .

ونحن لا نعرف ما إذا كانت الاستطالة التى يسببها الجبريلين والتثبيط الذى يسببه

الضوء لنمو الساق يعملان باستقلال عن بعضهما البعض – وفى إمكاننا إعطاء الدليل لكل من الرأيين .

الثمار اللابذرية Parthenocarpy

فى مناقشتنا السابقة وصفنا استعمال الأوكسين auxin فى تكوين وتطور الثمار اللابذرية parthenocarpy – وفى خلال السنوات الأولى بعد هذا الاكتشاف ظن العلماء أن النشاط الأوكسينى بعد الإخصاب fertilization يمثل أو يشكل الميكانيكية الأساسية لتطور الثمار – وفى الواقع فإن إحلال الأوكسين الخارجى exogenous auxin محل عملية الإخصاب أصبحت مجازفة ذات قيمة عالية فى نمو الثمار الاقتصادية – ولكن ليست الأوكسينات هى هرمونات النمو الموجودة طبيعيا الوحيدة القادرة على إحداث الثمار اللابذرية – ولقد وجد أن الجبريلينات يُعوَّل عليها بدرجة كبيرة لإنتاج وعقد الثمار لا بذرياً fruit- set – وفى حالات عديدة تكون أكثر نشاطاً عن الأوكسينات الطبيعية والأصلية من هذه الوجهة – وفى الواقع توجد أمثلة عديدة أثبتت فيها أن الأوكسينات غير فعالة أما الجبريلينات فكانت فعالة (16) . ومن أمثلة ذلك الثمار التفاحية والحجرية فهى لا تستجيب بصفة عامة لمعاملة الأوكسينات (77) – ولكن الجبريلينات سببت نمو الثمار التفاحية لا بذرياً (13, 47) وكذلك الثمار الحجرية (12, 61) . ومما لا شك فيه أن الجبريلينات الطبيعية والأصلية والمواد المشابهة للجبريلين تلعب دوراً كبيراً فى تطور الثمار تحت الظروف الطبيعية – ولم يعرف بالضبط هل هذه الظاهرة تمثل أثراً مباشراً للجبريلينات أو تمثل تفاعلاً بين الجبريلينات والأوكسين الطبيعى والأصلى فى النبات – ونحن نعرف على أى حال أن البذور الحديثة فى أثناء تطورها تحتوى على كميات عالية نسبياً من الجبريلين – وعندما تنضج البذور ويقل النمو لاحظ الباحثون أن انخفاض محتوى الجبريلين يكون ملازماً لذلك . والجبريلين المنتج أثناء تطور البذور ينتقل على الأرجح خارج البذور إلى أنسجة الثمرة حيث يبدى أثره فى التحكم فى تطور الثمرة .

تحرك المركبات المخزنة أثناء الإنبات

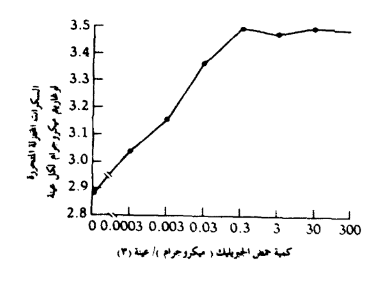
Mobilization of Storage Compounds During Germination

يُظهر القطاع الطولى فى إحدى حبوب النجيليات أن الجزء الأكبر من جسم الحبة يتكون من الجنين والأندوسبرم – ويتكون الأندوسبرم من كتلة من الخلايا المحملة بالنشا ومحاطة بطبقة من الخلايا تسمى طبقة الأليرون aleurone . وبالطبع فإن الجنين يمثل نبات

المستقبل – ويعتمد نمو الجنين أثناء الإنبات على تحرك النشا المخزن فى الإندوسبرم ونحن نعنى بالتحرك mobilization بالتحطيم أو الانحلال الإنزيمى للنشا المخزن إلى سكرات بسيطة وانتقال هذه السكرات إلى الجنين – حيث تمده بمصدر الطاقة اللازم للنمو .

وحتى عام ١٩٥٨ م كان العلماء يظنون أن الأندوسبرم يلعب دوراً سلبياً فى عملية الإنبات وأن الجنين يعطى الإنزيمات لتكسير وانحلال وتحريك النشا الاحتياطى والمخزن فى الأندوسبرم ولكن العالم اليابانى يومو Yomo (80) أثبت أن أندوسبرم الشعير المفصول عن الجنين والمحضن معه فى نفس دورق المزرعة تحت الظروف الهوائية – أعطى نشاطاً لإنزيم الأميليز ولم يلاحظ أى نشاط لإنزيم الأميليز فى دوارق المزرعة الخاصة بالجنين وبالأندوسبرم المحضنان بمفرديهما فقط . واستنتج يومو Yomo من هذه التجربة أن نشاط إنزيم الأميليز فى الأندوسبرم يتحكم فيه عامل غير معروف ينتجه الجنين – ولقد استخلص كل من يومو Yomo (81,82) وبالج Paleg (55,56) من تجاربهما المستقلة أن هذا العامل الغير معروف كان الجبريلين (لاحظ شكل ١٩ – ٨) .

وكلا من الباحثان المذكوران سابقاً أثبتا أن الجبريلين المستعمل خارجياً أمكنه تنبيه وتنشيط إنزيم الأميليز فى إندوسبرم الشعير المفصول isolated .

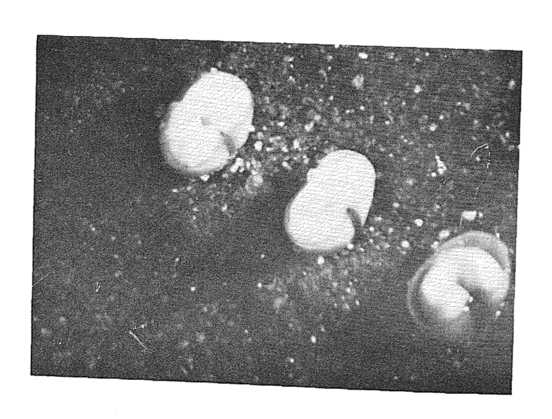


شكل ١٩ – ٨ : تكسير أو تحلل النشا فى نسيج الاندوسبرم والذى سببه الجبريلين بعد التحضين لمدة ٢٤ ساعة .

Reproduced from data of L.G. Paleg and B.G. Coombe. 1967. Plant Physiol. 42: 445

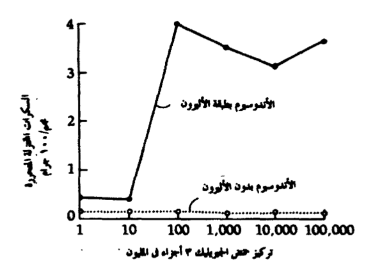
ولقد كان باالج Paleg (55,56,58) قادراً لأن يثبت أن إنزيمات ألفا – أميليز وبيتا – أميليز كانا موجودين فى بيئة المزرعة المحتوية على الأندوسبرم المعامل بالجبريلين . ويوضح شكل (١٩ – ٩) إنحلال نشا الإندوسبرم تحت تأثير حمض الجبريليك فى حبوب الشعير والتى أزيل منها الجنين .

وأظهرت الدراسات بعد ذلك بسرعة أن طبقة الأليرون هى التى تكون حساسة لحمض الجبريليك – وكما هو مشاهد فى شكل (١٩ – ١٠) أن إزالة طبقة الأليرون تجعل الإندوسبرم غير حساس بالكامل للمعاملة بالجبريلين (48) – وأظهرت الدراسات التالية أن معاملة طبقة الأليرون المفصولة بحمض الجبريليك (لاحظ شكل ١٩ –١١) يسبب إفراز الإنزيمات التحليلية اللازمة لهضم نشا الإندوسبرم 6 ,57 ,72 ,73 – ونقول فى النهاية أن دراسات الميكروسكوب الإليكترونى أظهرت أن معاملة طبقة الأليرون بحمض الجبريليك يسبب تأثيراً عميقاً فى التركيب اللانهائى (الدقيق) ultra structure لهذا النسيج (27) وتكون التأثيرات واضحة فى حبوب الأليرون aleurone grains وأغشيتها .



شكل ١٩ – ٩ : أنصاف حبوب الشعير المعقمة والمعاملة على سطحها بنصف سم٣ ماء (يسار) ، واحد جزء فى المليون من حمض الجبريليك (فى الوسط) مائة جزء فى المليون من حمض الجبريليك (يمين) – وأخذت الصور الفوتوغرافية بعد ٤٨ ساعة من المعاملة – ويلاحظ أن هضم أو انحلال النشا حدث فى أنصاف الحبوب المعاملة بحمض الجبريليك .

Courtesy of J.E. Varner, Washington University, St. Louis.



شكل ١٩ – ١٠ : تأثير حمض الجبريليك GA_3 على تحلل النشا فى نسيج الأندوسبرم بطبقة الأليرون – وبدون طبقة الأليرون .

From data of A.M. Macfeod and A.S. Millar. 1962. J.Inst. Brewing 68:322. Redrawn from J.van Overbeek, 1962. Science 152:721 Copyright 1962 by the American Association for the Advancement of Science.

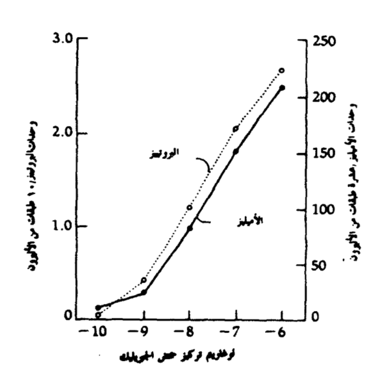
وأظهرت النتائج المتحصل عليها بعد عزل طبقة الأليرون من حبوب الشعير وتحضينها مع حمض الجبريليك – بوضوح أن خلايا الأليرون تفرز الإنزيمات التحليلية المختلفة – وهى ألفا – أميليز α- amylase ، ريبونيكليز ribonuclease ، بيتا – ١ ، ٣ – جلوكانيز β- 1,3- glucanase ، بروتيز protease ، بيتا ، أميليز β -amylase وكذلك على الأرجح بعض الإنزيمات التحليلية الأخرى التى لم تعرف هويتها . وتبعاً لأبحاث فارنر ومساعدوه (72,73) Varner ، وبنيت وكرزبيل Bennett and chrispeels (2,8,9,10) والتى أظهرت بوضوح مع استثناء إنزيم بيتا – أميليز – أن الإنزيمات السابقة الذكر تخلق من جديد do novo كنتيجة لتنبيه حمض الجبريليك لخلايا الأليرون – أما إنزيم بيتا – أميليز فيكون مكتمل التكوين ولكنه يفرز فقط فى وجود حمض الجبريليك .

ويقصد التخليق من جديد لإنزيمات – التحليل المائى hydrolases بأنها تتكون حديثاً بعد تنبيه حمض الجبريليك لخلايا الأليرون – وبالعكس فإن إنزيم بيتا – أميليز يكون موجوداً فى الصورة التى خلق بها سابقاً كبروتين غير نشط . والذى فى وجود حمض الجبريليك يصبح نشطاً ويفرز .

ولقد تمكن فارنر Varner باستخدام نظير الأوكسيجين الثقيل فى الماء ($H_2{}^{18}O$) من إثبات التخليق الجديد de novo synthesis لإنزيمى ألفا – أميليز والبروتيز . وتتضمن

الأحداث المبدئية فى تنبيه خلايا الأليرون بحمض الجبريليك – تحلل البروتينات المخزنة – وكما هو معروف فإنه أثناء تحلل الببتيدات peptide – يحتاج تكوين مجموعة الكربوكسيل للأحماض الأمينية الحرة (الناتجة عن التحليل) إلى إضافة الماء – فإذا حضنت خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك GA_3 والماء الذى به الأوكسيجين الثقيل ($H_2{}^{18}O$) – فإن الأحماض الأمينية الناتجة عن التحليل تكون موسومة بالأكسيجين الثقيل (^{18}O) – وهكذا فى الخطوات التالية عندما تتكون الإنزيمات الجديدة (الفا – أميليز ، بروتيز ، وهكذا) – أى تخلق من جديد de novo – فإن تركيبها الابتدائى يتكون من أحماض أمينية موسومة أى مميزة ذرياً – وتكون هذه الإنزيمات أثقل عن مثيلاتها المنتجة عند تحضين خلايا الأليرون مع حمض الجبريليك مع الماء العادى ($H_2{}^{16}O$)

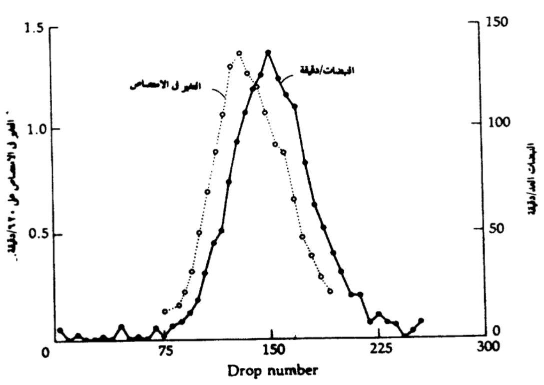
وتسمى العملية التى يتم بواسطتها تكوين إنزيمات جديدة (بروتينات) موسومة بنظير ثقيل باسم كثافة الوسم (الترقيم) density labeling وبمجرد أن تتحرر الإنزيمات من خلايا الأليرون ويدب فيها النشاط – يعمل مستخلصات لعينات المقارنة (الكنترول) – ومستخلصات للبروتين ذو الكثافة – الموسومة density- labeled –



شكل ١٩ – ١١ : تحرر إنزيمى الأميليز والبروتيز من طبقات الأليرون كاستجابة للتركيزات المختلفة من حمض الجبريليك GA_3.

From J.V Jacobsen and J.E. Varner. 1967. Plant Physiol 42:1596.

ويجرى لهذه المستخلصات نوعاً ما من أنواع الطرد المركزى المتوازن يسمى (isopycnic equilibrium centrifugation) على سرعة ٤٥,٠٠٠ (لفة فى الدقيقة) لمدة سبعين ساعة فى محلول متدرج من كلوريد السيزيوم cesium chloride – والنتائج موضحة فى شكل (١٩ – ١٢) – وكما ممكن أن نرى أن الجزء البروتينى الأثقل يدل على وجود الأوكسيجين الثقيل (^{18}O) وفى خلايا الأليرون التى أمدت بالماء الذى به الأوكسيجين الثقيل ($H_2{}^{18}O$) فإن الأوكسيجين الثقيل يدمج فى مجاميع الكربوكسيل الناتجة عن تحلل البروتينات الموجودة – وتدمج الأحماض الأمينية الموسومة بدورها فى إنزيم ألفا أميليز المخلق من جديد (do novo) – وتدل البراهين على أن جميع الأميليز المتكون تحت تأثير حمض الجبريليك يخلق من جديد من الأحماض الأمينية التى تحررت من تحلل البروتين الذى كان موجوداً سابقاً .



شكل ١٩ – ١٢ : التوزيع النسبى للنشاط الإشعاعى لإنزيم – ألفا – أميليز الموسوم بـ (^3H) – وإنزيم ألفا – أميليز الموسوم بـ ^{18}O من خلايا الأليرون المعاملة بحمض الجبريليك (GA_3) والمعزولة بنظام الطرد المركزى المتوازن isopycnic equi. Centri. فى محلول متدرج من كلوريد السيزيوم (CsCl) . لاحظ أن توزيع إنزيم ألفا – أميليز الموسوم بـ ^{18}O والمخلق فى خلايا الأليرون المعاملة بحمض الجبريليك GA_3 , $H_2{}^{18}O$ يكون ذو كثافة أعلى بالمقارنة بألفا – أميليز الموسوم ^3H

عن : P. Filner and J.E, Varner, 1967. Proc, Natl. Acad. Sci., U.S. 58: 1520.

آلية (ميكانيكية) عمل الجبريلينات

Mechanism of Action of Gibberellins

إن حث النشاط الإنزيمي فى الأندوسبرم بحمض الجبريليك (GA_3، أدى إلى اقتراح أن العمل أو الفعل الأساسى لهذا المنظم لنمو النبات ربما يكون كما هو الحال مع الأوكسينات قريباً من مستوى الجين gene . وفى الواقع – فإن الدراسات قد أظهرت أن هناك أربع إنزيمات على الأقل تخلق من جديد de novo نتيجة للمعاملة بالجبريلين وهى إنزيمات ألفا – أميليز ، وريبونيكليز ، بيتا – ١ ، ٣ – جلوكانيز (α-amylase, ribonuclease 1,3- glucanase (β 29, 73) - وهذا البرهان يدل بالتأكيد على مشاركة RNA المخلق جديداً كنتيجة لتنشيط DNA من خلال كبح derepression أو تنشيط activation جين واحد أو أكثر – ولقد نالت هذه النظرية دعماً من الحقائق التى دلت على أن المركبات التى تثبط تخليق RNA وهى (8- azaguanine, actinomycin-D) ٨ – أزاجوانين و وأكتينوميسين

– د – وكذلك المركبات التى تثبط تخليق البروتين وهى الـ "cycloheximide and puromycin" سيكلوهكسيميد و بيوروميسين كلها تثبط تخليق الإنزيمات الذى يسببه الجبريلين فى طبقات الأليرون (72, 73) .

وأبسط التوضيحات لسلسلة الوقائع – هى أن الجينات الخاصة بإنزيم الفا – أميليز أو البروتيز – تكون مكبوحة قبل إنبات البذور – وفى خلال مرحلة الإنبات المبكرة يفرز ا- ين عامل مؤثر effector وهو حمض الجبريليك – الذى ينتقل إلى خلايا الأليرون وبمجرد أن يصل إليها يسبب تنشيط أو فك كبح derepression الجينات المتحكمة فى تخليق الإنزيمات (ألفا – أميليز ، بروتيز ، بيتا · ١ ، ٣ – جلوكانيز) .

وجزىء DNA المنشط أو المفكوك كبحه ينتج RNA جديداً والذى بدوره ينتج بروتيناً جديداً . ولقد تلقى هذا التوضيح دعماً من أبحاث إيفينز وفارنر Evins & (17) Varner – فلقد وجدا أن هناك زيادة فى تكوين البولى ريبوزومات polyribosomes . وزيادة فى تخليق الريبوزومات ribosomes والشبكة الأندوبلازمية بعد ٢ – ٤ ساعات من المعاملةبـ(GA_3) لخلايا طبقة الأليرون المعزولة (نظام الأليرون المعزول) – هذا بالإضافة إلى أن الدراسات قد أظهرت أن البولى ريبوزومات المتكونة حديثاً تكون مسئولة على الأقل عن بعض الإنزيمات المتكونة من جديد (ألفا – أميليز) فى نظام خلايا الأليرون المعزول (17) .

ومن المهم أن نلاحظ بالإضافة إلى مثبطات الـRNAومثبطات تخليق البروتين السابقة الذكر – أن المثبطات الموجودة طبيعياً مثل حمض الأبسيسيك (ABA) تثبط أيضاً تخليق الإنزيمات التى يسببها حمض الجبريليك فى طبقات الأليرون الخاصة بحبوب الشعير (7, 8, 9, 10,17) ويشبه تأثير حمض الأبسيسيك (ABA) من هذه الناحية تأثير ٨ – أزاجوانين (8- azaguanine) وهو مثبط لتخليق RNA .

ويبدو أن الجبريلينات لها المقدرة على إعاقة شيخوخة الأوراق لأنواع معينة من النبات – ويبدو أن هذا الأثر له علاقة بمقدرة الجبريلينات فى أن تسبب تخليق بروتينات و RNA جديدان – وباستطاعتنا أن نشاهد أثر الجبريلين على شيخوخة الأوراق وذلك بعمل تجربة معملية بسيطة – وفى هذه التجربة فإننا نقارن احتفاظ الأقراص الورقية لنبات الحميض Rumex بالكلوروفيل – وذلك فى حالة وضعها طافية على محلول من الجبريلين – بالأقراص الورقية الطافية على الماء (معاملة المقارنة) – ونجد أن الأقراص الورقية الطافية على محلول الجبريلين تحتفظ بصبغة الكلوروفيل لمدة أطول من الوقت بالمقارنة بمثيلتها الطافية على الماء .

ومن المعروف أن الإصفرار هو أول إشارة أو علامة مرئية للشيخوخة ويكون مصحوباً بتخفيض المقدرة على تخليق البروتين و RNA .

تفاعل الجبريلين مع DNA
Gibberellin Interactian with DNA

إذا كانت الهرمونات النباتية phytohormones مثل الجبريلينات تنشط وتنبه تخليق RNA والبروتين وتحث تخليق إنزيمات خاصة – فمن المحتمل جداً أن يحدث تفاعل بين DNA أو/مع RNA والجبريلينات النشطة active gibberellins – والمعلومات المتاحة تقترح بشدة على الأقل أن بعض الأوكسينات ،والسيتوكينينات والجبريلينات تؤثر على الخواص الطبيعية لحمض دى اوكسى ريبونيوكليك DNA (28, 35) – فمثلاً لقد وجد أن إندول حمض الخليك (I.A.A) والكينيتين Kinetin وحمض الجبريليك (GA_3) عندما

إلى أن الهرمونات النباتية السابقة الذكر يبدو أنها تؤثر فى التفاف coil لولب (حلزون) الـ DNA (DNA helix) ويقللوا من درجة ارتباط الكروماتين مع البروتين chromatin-protein وذلك فى تجارب أنابيب الاختبار in vitro (28) ولقد وجد أيضاً أن حمض الجبريليك GA_3 يرتبط بصفة خاصة بجزيئات DNA الغنى بقواعد أدينين – ثيمين

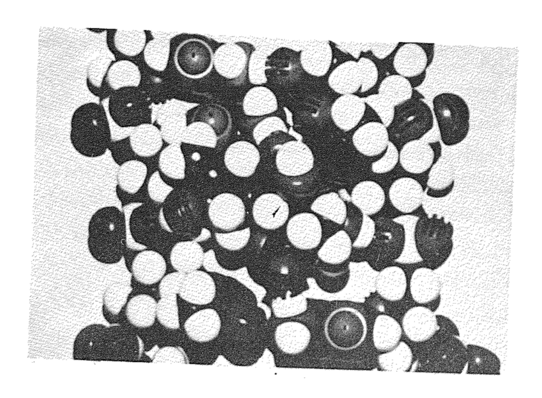
adenine-thymine (53, 36) وبارتباط حمض الجبريليك مع DNA يسبب تكوين عقداً أو عرواً على شكل دائرى فى حمض دى اوكسى ريبونيوكليك النووى nuclear DNA – فضلاً عن ذلك فقد وجد سنير ، كسلر Snir & Kessler (68) أن هناك تفاعلات تعاونية synergistic وتضادية antagonistic بين بروميد الأثيديوم ethiduim bromide وبين حمض الجبريليك GA_3 فى تشجيع نمو السويقة الجنينية السفلى للخيار cucumber والمعروف أن بروميد الإثيديوم ethiduim bromide عامل مقحم بينى intercalating agent أى أنه يرتبط مع DNA بين أزواج القواعد المتتابعة – وهذا يؤدى إلى اقتراح أن الجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى من المحتمل أن تعمل بطريقة مشابهة لبروميد الأثيديوم .

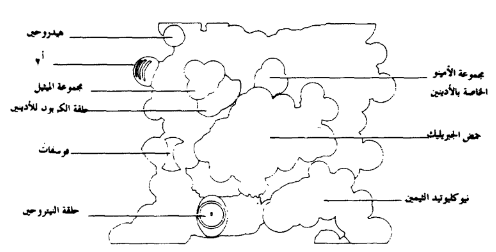
ولقد أوضح عمل ويذام ، وهندرى وتشبمان Witham, Hendry & Chapman مع نماذج الحشو الفراغية space- filling models أن التفاعل بين DNA والهرمونات النباتية محتمل الحدوث من الوجهة الكيمائية (25,76) – ولا نعرف بالضبط ما إذا كانت هذه التفاعلات بين الهرمونات النباتية و DNA تكون مهمة للمجال الفسيح من الاستجابات الكيمائية الحيوية والفسيولوجية لهذه الهرمونات أم لا – وما زالت هذه النقطة افتراضية حتى الآن .

هذا ويمكن استخدام نماذج الحشو الفراغية لحمض الجبريليك GA_3 لنرى احتمال حدوث إقتحام بينى للهرمونات النباتية داخل جزىء DNA (لاحظ شكل ١٩ – ١٣) . لذلك فإن المعلومات الكيمائية الملازمة لتركيب هرمون نباتى محدد والذى أُقحم بين جزىء DNA تؤدى على الأرجح إلى تحور القالب أو الطبعة template التى تتحكم فى العديد من الاستجابات الخاصة بالنمو وكذلك فى الواقع دفع أو حث الإنزيمات على أقل تقدير .

تفاعلات الجبريلين والأوكسين Gibberellin and Auxin Interactions

تقارن الجبريلينات عادة بالأوكسينات فى نشاطها البيولوجى – ويوضح جدول (١٩ – ١) ملخصاً للتأثيرات الكبرى لهذين القسمين من الهرمونات – ولقد عرفنا أن الجبريلينات تكون نشطة على نظم نمونباتية عديدة – والتى تكون الأوكسينات نشطة فيها أيضاً مثل استطالة الخلايا ، عقد الثمار والأزهار ، ويتبادر إلى ذهن الإنسان السؤال – عما إذا كانت الجبريلينات تعمل من خلال توسط (وساطة) الأوكسينات auxin- mediation أى أن الجبريلينات تشجع تخليق ، أو انتقال أو عمل أو تثبيط





شكل ١٩ – ١٣ : نموذج حشو – فراغى يوضح التفاعل الذى يكون على درجة عالية من الدقة بين الجبريلين و DNA
Photo by F.H. Witham.

الأوكسينات فى النبات – وتكمن الإجابة عن هذا السؤال فى الدراسة الخاصة بأثر الجبريلين على نبات البسلة المتقزم (progress No. 9) (54) .

واستعمال الجبريلين لهذا النبات الأخضر الكامل يسبب استطالة السلاميات بدرجة كبيرة – وعلى النقيض من ذلك فإن استعمال إندول حمض الخليك يكون عديم الأثر – وإذا فصلت السلاميات ووضعت فى بيئة بها محاليل منظمة buffered medium – فإن استجابة هذه السلاميات إلى كل من إندول حمض الخليك وحمض الجبريليك كل على

حدة تكون طفيفة – أما إذا أضيف الإثنان مع بعضهما (GA + IAA) فى البيئة فإننا نلاحظ أثرهما التعاونى synergistic effect الواضح على استطالة السلاميات (أكثر من التأثير الإضافى) – والاقتراح المقدم لتفسير هذه الظاهرة هو أن حمض الجبريليك يعتمد على إندول حمض الخليك فى إظهار أثره . وأن السلاميات المفصولة excised قد أبعدت عن المرستيم القمى apical meristem والذى تحصل منه على الإمداد الأوكسينى – وباضافة الأوكسين إلى محلول البيئة خفف من هذا النقص – هذا بالإضافة إلى أن النباتات المفصولة القمة decapitated plant لا تستجيب لاستخدامات حمض الجبريليك (1) – هذا وقد اثبتت العديد من الدراسات أن الجبريلينات والأوكسينات مختلفة تماماً وأنها تعمل باستقلال عن بعضها البعض . فمثلاً وجد أن قطع ساق البسلة ذات الشحوب الظلامى تستجيب لكلا من الجبريلين وإندول حمض الخليك عند استعمالهما

جدول ١٩ – ١ : ملخص لبعض التأثيرات الكبرى للأوكسينات والجبريلينات .

النشاط الاستجابى	الأوكسينات	الجبريلينات
السيادة القمية .	يشجع	ليس له تأثير
استطالة غمد ريشة الشوفان	يشجع	ليس له تأثير
استطالة الساق والأزهار فى النباتات ذات النمو المتوردد ذات الحولين والغير مرتبعة وكذلك ذات اليوم الطويل	ليس له تأثير	يشجع
تكوين الكالى فى نخاع الدخان	يشجع	ليس له أثر
احتفاظ الأوراق المفصولة بالكلوروفيل	ليس له تأثير	يشجع
نمو السويقة الجنينية السفلى الكاملة الخاصة بنبات الخيار	يشجع	يشجع
نمو قطع الساق لنبات البسلة القزمى	يشجع	ليس له تأثير
نمو الساق الكامل لنبات البسلة القزمى	ليس له تأثير	يشجع
حركة الاستجابة الموضعية العلوية	يشجع	ليس له تأثير
تساقط الأوراق	يشجع أويثبط	ليس له تأثير
تكوين الثمار اللابذرية (الطماطم)	يشجع	يشجع فى بعض الأحيان
الانتقال القطبى	يشجع فى السوق وليس له تأثير فى الجذور	لا يشجع فى السوق أما الجذور فليس له تأثيرعادة
تنشئة الجذور	يشجع	ليس له تأثير
نمو الجذور	يشجع	ليس له تأثير
إنبات البذرو وكسر الكمون	ليس له تأثير	يشجع

بمفردهما – وعندما يستعملا مع بعضهما فإن تأثيرهما يكون إضافى ليس إلاَّ (فقط) additive 32,60 وهذا يدل على أن لكل منهما عمله المستقل،وفى الواقع فلقد وجد هلمان وبيرفز Hillman & Purves أن حمض الجبريليك قد شجع استطالة قطع ساق البسلة مع وجود مستويات مثبطة من إندول حمض الخليك ومرة ثانية يدل هذا على الفعل المستقل لكل منهما – وأخيراً فإن تأثير حمض الجبريليك فى تحريك الكربوهيدرات المخزنة فى اندوسبرم الشعير لا يحتاج إلى توفر أو وجود الأوكسين الداخلى endogenous auxin (11) ولقد وجد الباحثون أن المثبطات التنافسية competitive inhibitors لنشاط الأوكسين (IAA) أى مضادات الأوكسين antiauxin تكون غير تنافسية مع الجبريلينات وذلك فى استطالة قطع سيقان البسلة (32) – بمعنى أن زيادة تركيز الجبريلين لا تتغلب على الأثر المثبط لمضاد الأوكسين « المثبط التنافسى للأوكسين » .

ويعتقد كثير من الباحثين أن الجبريلينات ربما يكون لها تأثير على إنزيم أكسدة إندول حمض الخليك (أوكسيديز إندول حمض الخليك) IAA- oxidase يكون نتيجته وجود ميكانيكية لتوفير الأوكسين – أى أن مستوى الأوكسين يرتفع فى النبات نتيجة لتأثير الجبريلين على إنزيم أوكسيديز إندول حمض الخليك .

وأظهرت الأبحاث أن حمض الجبريليك يثبط جزئياً نشاط إنزيم أوكسيديز إندول حمض الخليك IAA oxidase فى المستخلص الإنزيمى المزرعة نسيج التورم التاجى الذى يسببه قطر (Parthenocissus tricuspidata) (75) . وقد وجد جالستون وملك كيون Galston & McCune (20) أن معاملة نباتات البسلة والذرة القزميتين بالجبريلين يخفض نشاط إنزيم أوكسيديز إندول حمض الخليك فى كلا النباتين . وهذه الظاهرة تؤدى إلى حماية أو وقاية الأوكسين الداخلى من الأكسدة وناقشنا سابقاً الدور الرئيسى لفوق الأوكسيدات peroxide – كمكون فى نظام أوكسيديز إندول حمض الخليك IAA oxidase – ولكن تجارب هلمان وبيرفز Hillman & Purves (26) التى أظهرت أن الجبريلينات تشجع استطالة قطع الساق لنبات البسلة الشاحبة ظلامياً وذلك فى وجود تركيزات مثبطة من إندول حمض الخليك – ويبدو أن هذه النتائج تتعارض مع أى اقتراح يفيد أن الجبريلينات تعمل من خلال ميكانيكية توفير أو حماية الأوكسين فى النبات – لذلك لا بد أن ندخل فى الاعتبار الدراسات العديدة التى دلت على أن الجبريلينات فى الواقع تشجع تخليق إندول حمض الخليك – ولقد وجد أن مستويات الأوكسين تزداد فى بادرات البسلة وعباد الشمس بعد معاملتها بحمض الجبريليك (38) – والأكثر أهمية هو أن حمض الجبريليك وجد أنه يسرع فى تحويل التربتوفان tryptophan إلى إندول حمض الخليك (39) .

ولقد وجد فالدوفينوس ومساعدوه Valdoivinos أن $^{14}CO_2$المتحرر من التربتوفان (الموسوم) tryptophan -1-^{14}C فى التحضيرات المستقلة عن الخلية cell- free preparation الخاصة بالمنطقة الطرفية أو القمية لنبات الكوليس Coleus وعباد الشمس – يزداد إذا عوملت المنطقة القمية قبل ذلك بحمض الجبريليك – هذا ومن المعروف أن نزع مجموعة الكربوكسيل decarboxylation من الحمض الأمينى التربتوفان هى الخطوة المبدئية لتحويله إلى إندول حمض الخليك .

ويبدو أن الجبريلينات والأوكسينات تعمل باستقلال عن بعضهم أو مع بعضهم – وهذا يعتمد على نوع النبات وظروف نموه ونوع الاستجابة تحت الدراسة – ويبدو أن تقرير ما إذا كان الجبريلينات والأوكسينات تعمل مع بعض أو تعمل باستقلال عن بعض ما زلنا أبعد ما نكون أن نصل فيه إلى رأى قاطع وما زلنا نحتاج إلى عمل الكثير من الأبحاث عن هذا المظهر من مظاهر تنظيم النمو النباتى .

الاستعمالات التجارية للجبريلينات Commercial Uses of Gibberellins

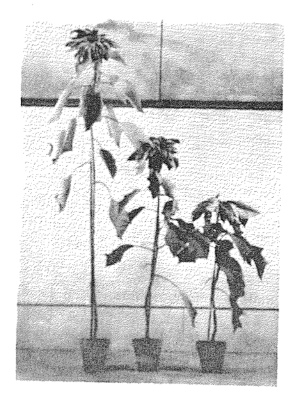
باستثناء مبيدات الحشائش فإن استغلال الهرمونات النباتية تجارياً ولم يكن واسع الانتشار فى السنوات الماضية – ولكن الاهتمام بإنتاج وتخزين وتوزيع المواد الغذائية أدى بالعلماء فى أن يفكروا فى إمكانية استغلال العديد من التأثيرات الفسيولوجية للجبريلينات والهرمونات النباتية الأخرى للأغراض التجارية والاقتصادية .

وحديثاً فإن حمض الجبريليك (GA_4, GA_3) وأحياناً GA_7 يستخدموا لزيادة عدد حبات العنب فى العنقود – وفى الواقع فإن معظم المزارعون يرشوا كروم العنب بالجبريلين لزيادة عدد الحبات وحجم العنقود – وكما هو متوقع فإن الجبريلينات تستخدم لزيادة كمية إنزيم ألفا – أميليز فى حبوب الشعير المستنبتة والتى تستخدم لإنتاج المولت فى صناعة البيرة .

وتشمل الاستعمالات التجارية الأخرى تكوين البراعم الزهرية وعقد الثمار فى التفاح والكمثرى – وكذلك لتحسين الحجم واللون والنوعية لثمار العديد من النباتات . وبسبب أن الجبريلينات لها نشاط مضاد للشيخوخة antisenescence activity مثل السيتوكينينات – فإنه تبدو ذات قيمة فى تلطيف فسيولوجيا ما بعد القطف للمحاصيل المختلفة ويدرس العلماء من هذه الناحية على وجه الخصوص ثمار الموالح . وأهم شىء جدير بالذكر هو استخدام الجبريلينات لنباتات قصب السكر Sugar Cane – حيث يشجع استطالة الساق دون نقص فى تركيز السكر (كمية السكر فى كتلة النسيج) .

ومن الاستعمالات المهمة أيضاً للهرمونات النباتية هى نشاطهم فى حالة المخاليط – فمثلاً يوجد مستحضر اسمه بروماالين promalin يتكون من مخلوط من السيتوكينين (٦ – بنزيل أدينين) cytokinin (6-benzyladenine) و (GA_3) و (GA_7) ويكون هذا المخلوط نشطاً جداً فى زيادة حجم ثمار التفاح وعلى وجه الخصوص صنف red Delicious .

ويجب ألا ننسى النشاط المنظم للنمو الخاص بمثبطات الجبريلين فمثلاً السيكوسيل cycocel [CCC] والمعروف بأنه مثبط للتخليق الحيوى للجبريلين (لاحظ شكل ١٩ – ١٣) يستعمل على نطاق واسع لإعاقة نمو الكريزانثمم chrysanthemums والبوانسيتا Poinsettias (لاحظ شكل ١٩ – ١٤) وذلك فى صناعة الزهور فى الصوب الزجاجية – ولا يستعمل السيكوسيل لهذه النباتات لتحسين نوعية جمالها عن طريق إعاقة نموها فقط – ولكن تضيف للمربى استغلالاً أحسن وأكفأ للمساحات فى الصوبة . وستلعب الجبريلينات ومثبطاتها دوراً يزيد أهميته فى تحسين نوعية الحياة من خلال عملها كمنظمات لنمو النبات .





شكل ١٩ - ١٤ : نباتات البوانسيتا (١) Poinsettia - المعاملة بالسيكوسيل (CCC) أو SADH (B-9) - فى الصورة التى على اليسار - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين كالآتى : (١) معاملة المقارنة (الكنترول) (رُشَّ بالماء) (٢) رُشَّ مرة واحد بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء فى المليون) - وعومل بعد ثلاثة أسابيع من النقل إلى الأصيص (التفريد) (٣) مبلل مرتان بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء فى المليون) - عومل بعد ثلاثة وستة أسابيع من النقل إلى الأصيص (التفريد) - وكانت النباتات عمرها ستة أشهر تقريباً - وارتفاع نباتات معاملة المقارنة (الكنترول) خمس أقدام . فى الصورة اليمنى - كانت المعاملات من اليسار إلى اليمين (١) كنترول (رش بالماء) (٢) رش مرة واحدة بمركب SADH (B-9) (٣) رش مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء فى المليون) (٤)رُشَّ مرة واحدة بالسيكوسيل (٣,٠٠٠ جزء فى المليون) - وعملت جميع المعاملات بعد أسبوعين من النقل إلى الأصيص (التفريد) - وانميت النباتات لمدة $\frac{1}{2}$ ٣ شهر حتى تكون صالحة للتسويق .

---

(١) هذا النبات من جنس بنت القنصل وهو يتبع عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae ويتبع جنس poincettia أو قد يعرف اسم الجنس العلمى أيضاً Euphorbia .

أسئلة

١٩ - ١ ما هو مرض bakanae (البادرات المجنونة) وما هى علاقته باكتشاف الجبريلين ؟

١٩ - ٢ من الوجهة الكيمائية تعتبر الجبريلينات تربينات ثنائية diterpenes - وضح معنى هذا المصطلح - واذكر أسماء المنتجات الطبيعية الأخرى التى تتبع هذه المجموعة من المركبات ؟

١٩ - ٣ أذكر بعض الأسباب التى تعلل وجود العديد من الجبريلينات فى عالم النبات ؟ وهل كلها تلعب دوراً فى نمو النبات أم أنها تكونت فقط كنواتج ثانوية للتفاعلات الأخرى ؟

١٩ - ٤ ما هى علاقة كل من حمض الميفالونيك mevalonic acid و geranylgeraniol pyrophosphate و Copalyl pyrophosphate مع بعضها البعض ؟

١٩ - ٥ هل ينتقل الجبريلين بطريقة قطبية ؟ وضح ؟

١٩ - ٦ أذكر ستة من الاختبارات الحيوية المستخدمة لتقدير والكشف عن الجبريلينات - مع ذكر الاستجابة الأساسية لكل اختبار حيوى - وهل ما زالت هذه الاختبارات الحيوية تستخدم ؟ ولماذا تستخدم أو لا تستخدم ؟

١٩ - ٧ أذكر استجابات النبات التى تتأثر بالجبريلينات ؟

١٩ - ٨ هل ترجع كل حالات التقزم فى النباتات إلى النقص فى حمض الجبريليك ؟

١٩ - ٩ هل يطلق على حمض الجبريليك « هرمون الإزهار » بناءاً على المعلومات المتاحة حالياً ؟

١٩ - ١٠ اشرح الأحداث التى تحدث خلال إنبات حبوب الشعير من وقت تحرر حمض الجبريليك من الجنين - مع بيان مكان عمل هذا الهرمون النباتى (المكونات الخلوية والنسيج) ؟

١٩ - ١١ أذكر المثبطات التى يبدو أنها توقف عمل الـ (GA_3) فى حبوب الشعير ؟ ما هى الخلايا المستهدفة التى تعمل فيها هذه المثبطات ؟

١٩ - ١٢ ما هى الحقائق الدالة على أن الجبريلينات تتفاعل مع الأحماض النووية ؟

١٩ - ١٣ ما هى أوجه التشابه وأوجه الاختلافات بين الأوكسينات والجبريلينات بالنسبة لاستجابات النباتات المختلفة ؟

١٩ - ١٤ أوصف بعض الاستعمالات التجارية للجبريلينات ؟ هل يمكنك أن تقترح استعمالات أخرى يمكن استخدامها فى المستقبل ؟

١٩ - ١٥ إن الجبريلينات المستعملة خارجياً ربما لا تكون بدرجة نشاط الجبريلينات الموجودة طبيعياً فى النباتات المختبرة - ما هى بعض أسباب لهذه الاختلافات ؟

قراءات مقترحة

Barendse, G.W.M. 1975. Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In H.N. Krishnamoorthy, ed., *Gibberellins and Plant Growth*. New Delhi: Wiley Eastern Limited.

Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008–1016.

Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol* 29:149–192.

Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537–564.

Leopold, A.C., and P.E. Kriedemann. 1975. *Plant Growth and Development*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill.

MacMillan, J. 1977. Some aspects of gibberellin metabolism in higher plants. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.

Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.

Skoog, F. 1980. *Plant Growth Substances. 1979*. Proc. 10th Int. Conf. *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.

Thimann, K.V. 1974. Fifty years of plant hormone research. *Plant Physiol.* 54:450–453.

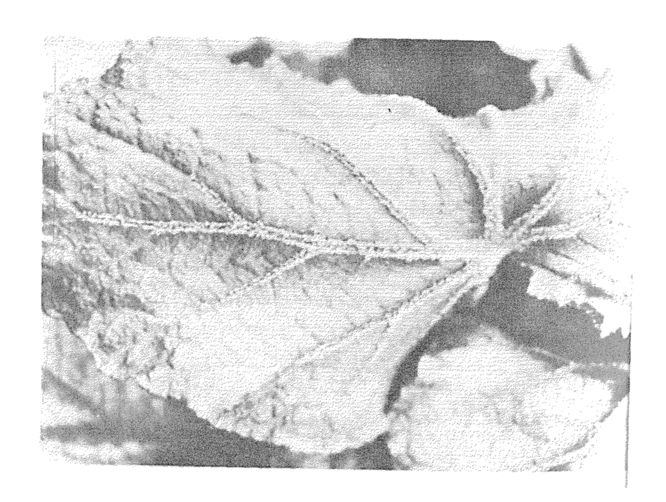
Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.

Wareing, P.F., and I.D.J. Philips. 1978. *The Control of Growth and Differentiation in Plants*, 2nd ed. New York: Pergamon Press.

الفصل العشرون

السيتوكينينات والإيثيلين وحمض الأبسيسيك

Cytokinins, Ethylene and Abscisic Acid



ورقة نبات بيجونيا ركس (Begonia rex) تامة النمو رُشت بالسيتوكينين . لاحظ تكوين المجموع الخضرى المنتشر على طور العروق . يمكن تكاثر المجموع الخضرى مستقلا عن طريق مزرعة الأنسجة (tissue culture) .

Courtesy of Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University.

قد أكدنا حتى الآن على دور الهرمونات النباتية التى سبق أن تناولناها بصفة أساسية فى الاستطالة الخلوية . وعلى الرغم من أن الأوكسينات والجبريلينات تؤثر على مجال واسع من الاستجابات النباتية والتى تتضمن زيادة عدد الخلايا ، إلا أن علماء النبات يعتقدون أن السيتوكينينات هى المشجعات الرئيسية للإنقسام الخلوى . وربما يكون من أكثر الاكتشافات إثارة فى مجال البحث عن مركبات تسبب تشجيع وحث إنقسام الخلية هو بصفة خاصة اكتشاف الكينتين kinetin (أى ٦ - فيورفيوريل - أمينو بيورين 6- furfuryl amino purine) . والكينتين والكيماويات التى تمت بصلة له تسمى بصفة عامة بالسيتوكينينات Cytokinins ، وقد أضافت هذه المركبات معلومات جديدة عن التنظيم الهرمونى للتشكل الخارجى للنبات Plant morphogenesis .

نبذة تاريخية

كان تكوين كالوس الجروح wound callus فى أجزاء النبات التى تمزقت بوسيلة أو بأخرى (مثل التقليم pruning) من الظواهر المألوفة التى يمكن ملاحظتها . وفى خلال النصف الأخير من القرن التاسع عشر افترض العلماء أن الأنسجة التى أصابها التمزق أو التجريح تنتج مادة ما تنتشر إلى الخلايا السليمة المجاورة للجرح وتنبه فيها النشاط المرستيمى meristimatic activity . فى عام ١٩١٣ أوضح هابرلاندت Haberlandt (32) أن المواد المنتشرة من اللحاء (أى منتشرات اللحاء المفرزة phloem diffusates) تنبه تكاثر الخلية cell proliferation فى نسيج درنات البطاطس . كما أوضح هذا العالم أن مستخلص الخلايا التى تمزقت كان له المقدرة فى إحداث النشاط المرستيمى عند إضافته إلى الخلايا السليمة .

أدت الأبحاث المتعاقبة خصوصاً أبحاث كل من ويهنلت Wehnelt(124) وبونر وإنجلش Bonner and English(8) إلى عزل مركب نشط جداً فى استحثاث النشاط المرستيمى فى قرون الفاصوليا الخضراء السليمة ، وقد أطلق على هذا المركب الهرمونى « حمض التريوماتيك traumatic acid » وهو يتكون من سلسلة مستقيمة ثنائية الكربوكسيل ، وتركيبه كالآتى :

$$HOOCCH{=}CH(CH_2)_8COOH.$$

ولم يكن تأثير حمض التريوماتيك فى استحثاث الخلايا للإنقسام عاماً ، ففى الحقيقة لم تستجب أغلب الأنسجة النباتية لهذا الحمض ، مما أدى إلى اقتراح أنه هرمون خاص بجروح أنسجة قرون الفاصوليا (8) .

أول من أثبت وجود مركبات أخرى غير معروفة وموجودة بصورة طبيعية وتشجع الإنقسام الخلوى هو العالم فان أفربيك وزملائه van Overbeek and his colleagues (119) أثناء دراستهم لأجنة نبات الداتورة (Datura) الحديثة العمر والنامية فى بيئة مزرعة الأنسجة (tissue culture) . وقد أثبت فان أفربيك أن هناك مواد موجودة فى لبن جوز الهند Coconut milk الطازج والغير معقم فى الأوتوكلاف لها المقدرة على تنبيه إنقسام وتكشف تَميُّز الخلية cell division and differentiation فى جنين نبات الداتورة Datura) stramonium) الحديث العمر جداً وهذه الأجنة لا تمثل ولا تبنى عوامل النمو هذه . وبعد ذلك بسنوات قليلة أوضح كابلن وستيوارد Caplin & Steward (15) أن مخلوط مكون من هذه العوامل الموجودة فى سائل أندوسبرم جوز الهند والـ IAA كان له المقدرة على استحثاث الخلايا البالغة فى الانقسام والنمو السريع فى مزارع الأنسجة .

فى عام ١٩٤٤ م أعلن فان أفربيك van Overbeek (120) أن المستخلصات غير المنقاه (أى الخام unpurified extracts) لبويضات الداتورة والخميرة (yeast) وأجنة القمح (wheat germs) وكسب اللوز (أى دقيق اللوز almond meal) تشجع نمو جنين الداتورة النامى فى مزارع الأنسجة . ولأن المادة أو المواد المسئولة عن هذه الظاهرة يبدو أنها منتشرة الوجود ، لذلك فحص العلماء مصادر نباتية أخرى لاكتشاف وجود المواد المشجعة للنمو الطبيعية الداخلية التكوين endogenous growth - promoting substances . أكتشف مك لان وميورنيك McLane & Murneek (60) إحدى هذه المواد فى حبوب الذرة النامية فى طورها اللبنى وأطلقا عليها إصطلاح سينجامين syngamin وهذه التسمية نشأت بسبب وجود هذه المادة بكميات كبيرة فى حبوب الذرة النامية بعد حدوث الإخصاب (fertilization) والذى يطلق عليها علمياً «Syngamy» (أى إتحاد الجاميطات المذكرة والمؤنثة) . ومن أوجه عديدة فإن السنجامين يبدو أنه مشابه للزيتين (Zeatin) من الناحية الكميائية والبيولوجية والذى عزل فيما بعد وحُدِدَتْ خواصه من حبوب الذرة ذات طور النضج اللبنى ، إلا أن السينجامين syngamin لم ينقى ولم تعرف هويته (أى تركيبه الكميائى) . وعلى أى حال فبعد ذلك بمدة طويلة أوضح كل من نيتين وبوشيسن Netien & Beauchesne (86, 87) أن مستخلصات الطور اللبنى لحبوب الذرة تشجع إنقسام الخلية بسبب وجود العديد من العوامل النشطة والمتميزة عن الأوكسينات (خلاف الأوكسينات) .

وكما ذكرنا سابقاً أن هبرلاندت Heberlandt أثبت فى أوائل أعوام ١٩٠٠ م أن المواد المنتشرة من اللحاء (منتشرات اللحاء) تنبه وتحث تكاثر الخلايا فى نسيج درنات

البطاطس . وفى أوائل الخمسينات من القرن العشرين لاحظ كل من جابلونسكى وسكوج (42) Jablonski & Skoog أن خلايا النسيج الوعائى تحتوى على مواد تنبه وتحث انقسام خلايا نباتات الدخان [(Nicotiana tabacum) c.v.Wisconsin No.38] . وامتداداً لهذا العمل درس كارلوس أ . ميلر Carlos O.Miller ، فى أبحاثه التى أجريت فى ويسكونسن كدارس لما بعد الدكتوراه post doctoral student ، العديد من المصادر الطبيعية للمواد التى تشجع انقسام الخلية ، ولاكتشاف نشاط هذه المواد ابتكر فريق العمل فى جامعة ويسكونس اختباراً حيوياً حساساً وخاصاً بالعوامل التى تسبب تنشيط انقسام الخلايا وهو استخدام قطع من سيقان نخاع [1] الدخان tobacco stem pith segments . وقد لاحظوا فى البداية أن خليط مستخلص الخميرة مع أندول حمض الخليك أظهر نشاطاً مثله فى ذلك مثل لبن جوز الهند فى تنشيط انقسام الخلايا المستمر فى قطع نخاع ساق الدخان المنزرعة فى مزارع الأنسجة . وبما أن مستخلص الخميرة يكون ميسوراً وممكن الحصول عليه بكميات كبيرة ، لذلك فقد استخدم كمصدر لمثل هذه المواد النشطة . وأوضح ميلر Miller وزملاؤه فيما بعد أن المادة النشطة من المحتمل أن تكون بيورين purine . أوضح سكوج Skoog ومجموعته من قبل أن الأدينين (adenine) وهو من البيورينات purines يظهر تشجيعاً قليلاً للنشاط الانقسامى للخلايا فى حالة اختباره بطريقة الاختبار الحيوى لنخاع ساق الدخان . بعد ذلك اُكتشفت مصادر غنية للبيورينات ، وعلى وجه الخصوص « DNA الحيوانات المنوية للرنجة » "herring sperm DNA" والتى خزنت لفترة من الوقت تحت الظروف العادية حيث وجد أنها تحتوى على منشط نشط جداً فى استحثاث انقسام الخلايا عند تقييمه بالاختبار الحيوى لنخاع ساق الدخان .

وعلى الرغم من أن الـ DNA الطازج [fresh (nonaged) DNA] لم يكن له نشاط فى هذا الشأن إلا أن الـ DNA المُعَتق (أى المخزن) أو المعقم فى الأوتوكلاف [2] autoclaved ينتج مواد نشطة فى استحثاث انقسام الخلايا . وكان من نتيجة هذه الأبحاث أن تمكن ميلر Miller وزملاؤه (76, 77) من عزل وتنقية مركب بيوريني على صورة بللورية من « DNA الحيوانات المنوية للرنجة »[2] ، وتوصلوا إلى تركيبة الكيميائى

---

(١) بالطبع خلايا نخاع ساق الدخان خلايا بالغة أى غير مرستيمية واستحثاثها على الانقسام لا يتأتى إلا باستخدام مثل هذه المركبات .

(٢) المقصود من هذه المعاملات أن التخزين (التعتيق) أو المعاملة بالحرارة العالية تحت ضغط قد تسبب تفكك جزئى للـ DNA فتنتج مثل هذه المواد النشطة فى استحثاث انقسام الخلايا البالغة

ووجدوه « ٦ – فيرفوريل أمينو بيورين » "6- furfuryl amino purine" ، وأطلقوا عليه اسم كينتين Kinetin لأنه يسبب تشجيع انقسام الخلايا Cytokinesis فى مزارع أنسجة خلايا الدخان . ومن المدهش حقا والمتناقض أيضاً أن المواد ذات التأثير الهام لنمو النبات مثل أندول حمض الخليك والكينتين قد عُزلت فى البداية من مصادر غير نباتية .

لقد تمكن هال ودى روب Hall & de Ropp (34) من تصنيع الكينتين ، فقد وجدا أن وضع مخلوط من فيرفوريل الكحول furfuryl alcohol والأدنين adenine فى الأوتوكلاف autoclave وتحت هذه الظروف ينتج الكينتين صناعيا . وعلى ضوء هذه الحقيقة والمعلومات الدالة على أن مركب الكينتين هو ناتج هدمى أو تحللى لمركب دى أوكس أدينوزين deoxyadenosine لجزىء الـ DNA المخزن (أى المعتق) أو الموضوع فى الأوتوكلاف ، لذلك فإن الكينتين يبدو أنه ناتج من صنع (artifact) عملية العزل نفسها .

ونتيجة لاكتشاف الكينتين ابتدأ عصر جديد فى أبحاث منبهات انقسام الخلايا فى النبات . وحتى الآن لم يُكتشف مركب الكينتين فى النباتات على الرغم من احتمال وجوده بصورة طبيعية فى النبات كناتج انحلالى كجزء من تحولات الـ DNA فى النبات .

عندما اكتشف الكينتين فى البداية ، إقترح العلماء اصطلاح الكينين Kinin كاسم عام للمواد المشابهة للكينتين Kinetin- like- substances ، إلا أن اصطلاح الكينين كان مستعملاً للدلالة على بعض عديدات الببتيد (polypeptide) المعينة والمعزولة من الحيوانات والتى لها خصائص فى تنبيه تقلص أو انقباض الأوعية الدموية والعضلات الملساء ، لذلك فقد اختار سكوج Skoog وآخرون (107) اصطلاح « سيتوكينينات » «Cytokinins» وذلك للتمييز بين الهرمونات النباتية عن « الكينينات الحيوانية » «animal kinins» ، وقد لاقى اصطلاح سيتوكينين قبولاً واسع النطاق للدلالة عن المركبات التى تظهر خواص منظمة لنمو النبات بطريقة مشابهة للكينتين kinetin- like plant growth- regulating properties .

أدى اكتشاف الكينتين إلى تشجيع التخليق الصناعى لمئات من المركبات المشابهة له ، وتشجيع الدراسات الخاصة بتأثيره على الاستجابات الحيوية المختلفة ، وكذلك تشجيع

---

(١) مثل هذه الأنسجة والخلايا لها نشاط انقسامى عالى وبالتالى تعتبر من المصادر الجيدة للمواد المشجعة على الانقسام الخلوى .

الأبحاث الخاصة السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . وعلى الرغم من أن ميلر Miller وسكوج Skoog وآخرين قد خلقوا واختبروا عدة مئات من المواد المشابهة أو المناظرة للكينتين وذلك باستخدام العديد من الاختبارات الحيوية ، إلا أن مركبى الكينتين kinetin و ٦ – بنزيل أدينين 6- benzyl adenine هما أكثر المواد شيوعاً واستعمالاً فى الدراسات التى تختص بالتأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينينات . ويوضح شكل (٢٠ – ١) تركيبات الكينتين والعديد من المواد المشابهة والمناظرة له ، وكلها نشطة فى تنبيه وتشجيع انقسام الخلايا .

ولقد اتضح من فحص أكثر من مائة مركب نشط من استبداليات N^6 (N^6 - substituted) الكيمائية لمشتقات الأدينين (adenin derivatives) المخلقة صناعياً إلا أن جميع الملاحظات تؤيد فكرة أن مشتقات الأدينين تشكل الجزء الأعظم من السيتوكينينات الموجودة طبيعياً . ويجب ألا يغيب عن ذهننا أن المركبات الأخرى مثل فينيل يوريا phenyl urea والأوكسينات auxins والجبريلينات gibberellins تشجع انقسام الخلايا تحت ظروف معينة .

kinetin (6-furfurylaminopurine)

6-benzylaminopurine

6-phenylaminopurine

6-(2-thenylamino) purine

شكل ٢٠ – ١ : الصيغ التركيب كيميائية للكينتين وثلاث من المركبات المناظرة له . هذه المركبات الأربع نشطة فى تشجيع الانقسام الخلوى .

اكتشاف وعزل الزِيَتين ومشتقاته

Detection and Isolation of Zeatin and its Derivatives

اعتبر الباحثون الأوائل أن حبوب الذرة [corn (Zea mays)] فى طور نضجها اللبنى مشابهة نوعاً للأندوسبرم اللبنى لجوز الهند . وكما ذكرنا من قبل أن ملك كلان وميرنيك McClane & Murneek قد اكتشفا فى عام ١٩٥٢ م السينجامين ، وهو عامل نمو مرتبط بإنمائية جنين الذرة ، وبعد خمس سنوات من نشر الأبحاث الخاصة باكتشاف الكينتين ، نشر ميلر أبحاثاً عن عزل بيورين له خواص السيتوكينين من حبوب ذرة فى طور نضجها اللبنى . وحدد ميلر Miller فى عام ١٩٦١ م خواص هذه المادة ، وتركيبها الكيماوى وهو (٦ – سبستيتوتيد أمينو بيورين (6- substituted amino purine) (أى إحدى استبداليات – أمينو بيورين) – وتتكون من خمس – استبداليات – كربونية وتحتوى على مجموعة هيدروكسيل ، ومجموعة ميثيل ، ورابطة زوجية . ولقد تأخر نشر هذه المعلومات حتى عام ١٩٦٤ م (78) . وفى نفس الوقت حصل ليذام Letham على بلورات مركباً أسماه « زيَتين[1] Zeatin » وله نفس مكونات مادة ميلر Miller's substance . وبعد الحصول على خصائص « الطيف الكتلى "mass spectral" » لمركب الزيتين ظهر أنه [٦ – (٤ – هيدروكسى – ٣ – ميثيل – ترانس – ٢ – بيتنيل أمينو) بيورين] [6-(4- hydroxy -3- methyl- trans -2- butenyl amino) purine] بواسطة ليذام Letham (50,53) . حَضَّر هذا الزيتين كل من شو وويلسون Show & Wilson (104) وأثبتا أن مركب الزيتين يوجد بصورة طبيعية وليس ناتج صناعى ينتج أثناء عملية العزل نفسها . ولقد نشرا ليذام وميلر عام ١٩٦٥ م Letham & Miller (55) أن المركب الذى عملا عليه باستقلال عن بعضهما كان فى الحقيقة هو الزيَتين Zeatin ، ويوضح جدول (٢٠ – ١) تركيب الزَيتين وبعض السيتوكينينات الموجودة طبيعياً .

أظهرت الدراسات التى أجراها ميلر وويذام Miller & Witham (78) عن توزيع الزِيَتين فى نباتات الذرة أنه موجود فى الجذور والسيقان والأوراق إلا أن الكمية العظمى من الزِيَتين توجد فى الحبوب أثناء طور نضجها اللبنى ، وتتشابه الخواص الحيوية للزِيتين مع تلك التى للكينتين ولكن فى بعض الحالات يكون الزِيَتين أكثر منه نشاطاً (127)

---

(١) من الواضح أن هذا الاسم مشتق من الاسم العلمى لجنس الذرة ألا وهو Zea

جدول ٢٠ – ١ : الأسماء الكيميائية والاختصارات والتركيب ومصادر ثمانية عشر من السيتوكينينات الموجودة طبيعياً .

Source: *From F. Skoog, personal communication.*

المادة	التركيب			المصدر			
الاسم الكيماوي والاختصار				بكتريا	فطر	نبات راق	حيوانات
Chemical Name and Abbreviation	R_1	R_2	R_3	*Bacteria*	*Fungi*	*Higher Plants*	*Animals*
3-methyl-2-butenylamino) purine; de	NH	H	H	+	+	+	?
nethyl-2-butenylamino)-9-β-D-ri-anosylpurine; i^6A	"	H	rib*	+	+	+	+
nethyl-2-butenylamino)-2-methyl-urine; ms^2i^6 Ade	"	H_3CS	H	?		?	
nethyl-2-butenylamino)-2-methyl-β-D-ribopuranosylpurine; msi^6 A	"	H_3CS	rib	+		+	
ydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenyl-) purine; zeatin (io^6Ade)	HO NH	H	H		+	+	
ydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenyl-o)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ri-zeatin (io^6A)	"	H	rib		+	+	
ydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenyl-)-2-methylthiopurine; mszeatin io^6Ade)	"	H_3CS	H			?	
ydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenyl-)-2-methylthio-9-β-D-ribofurano-e; msribosylzeatin (t-ms^2io^6A)	"	H_3CS	rib			+	
droxy-3-methyl-*cis*-2-butenyl-purine; *cis*- zeatin (c-io^6Ade)	HO NH	H	H	+		?	
roxy-3-methyl-*cis*-2-butenyl-2-β-D-ribofuranosylpurine; ri-zeatin	"	H	rib		+?	+?	

جدول ٢٠ - ١

المادة	التركيب			المصدر		
الاسم الكيماوي والاختصار Chemical Name and Abbreviation	R_1	R_2	R_3	بكتريا Bacteria	فطر Fungi	نبات راق Higher Plants
6-(4-hydroxy-3-methyl-*cis*-2-butenyl-amino)-2-methylthio-9-β-D-ribofuranosylpurine; msribosyl-*cis*-zeatin (cms^{2}io^6 A)	"	H_3CS	rib		+?	+
6-(3-methylbutylamino) purine; hi^{6}Ade	NH	H	H			+?
6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino) purine, dihydrozeatin (hio^{6}Ade)	HO NH	H	H			+
6-(4-hydroxy-3-methylbutylamino)-9-β-D-ribofuranosylpurine; ribosyldihydrozeatin (hio^{6}A)	"	H	rib			+
6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino) purine; 3OHiP†	HO NH	H	H	?	?	+
6-(3-hydroxy-3-methylbutylamino-9-β-D-ribofuranosylpurine; 3OHiPA†	"	H	rib	?	?	?
6-furfurylaminopurine; kinetin	O NH	H	H	?	?	?
6-(2-hydroxylbenzylamino) purine	OH NH	H	H			+

* *rib* = ribosyl
† Not generally accepted as naturally occurring.

وجود السيتوكينينات الطبيعية الأخرى وتوزيعها

Other Naturally Occuring|Cytokinins and Their Distribution

فى البداية عُرِفت هوية الزيتين « كقاعدة حرة « ''free base'' ولكن لم تُكشف هوية مشتقاته المختلفة . وفى عام ١٩٦٥ م أمدنا ميلر Miller (73) على وجود « زِيَتين ريبونيكليوسيد Zeatin ribonucleoside « وزِيَتين ريبونيكليوتيد Zeatin ribonucleotide فى حبوب الذرة . وبعد ذلك عَضَّدَ ليذام Letham (51,52,53) هذه النتائج . ومن عام ١٩٧٢ عُزلت السيتوكينينات من مصادر عديدة وبعضها سيتوكينينات طبيعية عادية وبعضها صناعى التركيب كما هو واضح من جدول (٢٠ – ١) . وجميع السيتوكينينات الموجودة طبيعياً حتى الآن هى مشتقات للأيزوبنتينيل أدينين isopentenyl adenine . على سبيل المثال عزل الباحثون الزِيَتين من راشح مزرعة الريزوبوجن (74) (Rhizopogon roseolus) ومن بذور القرع العسلى pumkin seed (31) وثمار الفاصوليا (48) (Phaseolus svulgaris) . كما عزل العلماء أيضاً الريبوكسيل زيتين riboxyl zeatin من مترشحات مزرعة الريزوبوجن (Rhizopogon) (74) ، ومستخلصات جذور الشيكوريا الهندباء Chickory (10) ، ومن أنسجة كالوس سلالات متنوعة من فول الصويا (79) ، ومن سَحْج أنسجة الورم التاجى لنبات الونكا Crown gall tumor tissue of (Vinca rosea) ومن ثمار الفاصوليا (48) .

ولقد نُقِيَتْ صورة سس (cis form) للريبوسيد riboside من مستخلصات الـ RNA الناقل (tRNA) الخاص بالذرة والبسلة والسبانخ (33) . كما عزل ميثيل ثيو – زيتين ريبوسيد methylthio-zeatin riboside من tRNA الخاص بجنين القمح wheat germs (14,36) والتقارير الوحيدة والمحددة بوضوح عن وجود مركب الزيتين ريبونيكليتيد Zeatin ribonucleotide هى تقارير ليذام Letham (51,52) ، حيث تم عزل هذا المركب من الذرة ، كما أعلن ميورا وميلر Muira & Miller (79) عن اكتشاف نشاط ممثل ونموذجى لهذا المركب فى نسيج كالوس لسلالات مختلفة من فول الصويا .

وفى عام ١٩٦٦ م أكتشف ماتسوبارا وكوشيميزو Matsubara and Koshimizu وجود نشاط سيتوكينينى فى بذور نبات الترمس الأصفر [١] (Lupinus luteus) (64) ، وحدد التركيب الكيميائى لهذا السيتوكينين على أنه ٦ – (٤ – هيدروكسى – ٣ – ميثيل – بيوتيل – أمينو) بيورين 6- (4- hydroxy -3- methylbutylamino)

(١) هذا النوع من الترمس يعتبر من أقدم محاصيل علف الحيوان – كما يصلح كنبات زينة ويزرع أيضاً فى الأراضى حديثة الإصلاح لأنه يحسن من خصوبة التربة – ولا تعرف الزراعة المصرية هذا النوع من الترمس .

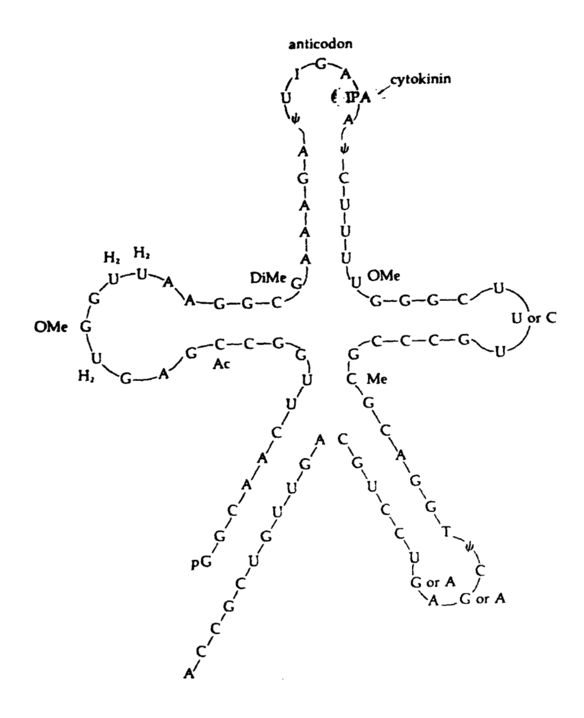
purine وقد أعطى هذا المركب اسماً دارجاً وهو داى هيدروزيتين dihydrozeatin (47) . بعد ذلك عزل كل من كراسنك وويذام وتيجلى Krasnuk, Witham & Tegley (48) داى هيدروزيتين ومركبه النيكليوسيدى من ثمار الفاصوليا . ويختلف الداى هيدروزيتين عن الزيتين فى أن مجموعة الألكيل alkyl group الخاصة بالمركب الأول تكون غير مشبعة على عكس الزيتين لا تحتوى على رابطة زوجية بين ذرتى الكربون الثانية والثالثة .

وهناك نوع آخر من السيتوكينين ذكر وعُرِفَ فى المراجع المبكرة على أنه مركب 2 ip أو ٦ – yv] داى ميثيل أليل أمينو بيورين × (6- yv dimethylallylamino purine) ويعرف هذا المركب الآن بصفة عامة على أنه أيزوبنتينيل أدينين isopentenyl adenine ويكتب مختصراً .(i⁶ Ade)] ويختلف عن الزيتين Zeatin فى أنه توجد على ذرة الكربون الثالثة مجموعة ميثيل methyl group بدلاً من مجموعة أيدروكسيل الموجود فى الزيتين .

وتوجد حالة مهمة على وجه الخصوص بالنسبة لانتشار السيتوكينين كقاعدة غريبة odd base فى بعض جزيئات معينة من حمض الريبونيوكليك الناقل (t-RNA) . وفى الحقيقة فإن اكتشاف (i⁶ Ade) كان بسبب دراسات تسلسل القواعد base sequence الخاصة بحمض الريبونيوكليك (RNA) التى أجراها زاخو ودتنج وفيلدمان Zachau, (132) Dutting & Feldmann عندما لاحظوا وجود قاعدة غريبة ملاصقة أو مجاورة للشفرة المضادة (anticodon) الخاصة بـ (tRNA) الخاص بالحمض الأمينى السيرين فى الخميرة . هذا بالإضافة إلى أن (i⁶ Ade) قد تحقق من وجوده فى tRNA الخاص بالخميرة yeast وبكتريا القولون (Escherichia coli) والكبد liver (3,6,101,118) ، وفى بكتريا الكرنبكتريوم (Corynebacterium fascians) (63) وفى مترشحات بكتريا الكرنبكتريوم (Corynebacterium)(38) .

وأصبح من المؤكد الآن نتيجة لمثل هذه الدراسات وجود السيتوكينينات كقواعد غريبة للشفرة المضادة anticodon لجميع أنواع tRNA والتى ترتبط بالشفرات codons الخاصة بـ mRNA (RNA الرسولى) الذى يكون فيه أول حرف فى الشفرة (قاعدة) هو U (لاحظ شكل ٢٠ – ٢) . ونحن لا نعرف أهمية الموضع الدقيق لسيتوكينينات معينة فى جزيئات tRNA محدد .

أحد هذه الاحتمالات هو وجود السيتوكينين فى المكان أو الموضع المعين القريب من الشفرة المضادة anticodon لكى يحافظ على ثبات تركيب tRNA وربما يزيد من قوة ربط الحامض الأمينى به أثناء عملية الإنتقال translocation process (24,27) ، وهكذا فإنه يبدو أن السيتوكينينات تشترك فى تنظيم تمثيل البروتين خلال عملية الإنتقال . عزل



شكل ٢٠ – ٢ : تركيب الحمض النووى tRNA الخاص بالسيرين (serine tRNA) يوضح موضع $\overline{N^6}$- دلتا – ٢ – أيزوبنتينيل أدينوزين (IPA) N^6- delta - 2 isopentenyl- adenosine | المجاور للشفرة المضادة.

الباحثون ريبونيكليوسيد الـ (i⁶Ade) (والذى كان يعرف قديماً بـ "2i PA" إلا أنه الآن يعرف بـ " i⁶A ") من مُتحللات tRNA الخميرة والبسلة والسبانخ وأجنة القمح وكذلك من مُستخلصات tRNA الإنسان والدجاج وكبد العجول (أنظر إلى مراجع 35,37,105) . ويوجد مُشتق آخر من مُشتقات (i⁶A,) هو « ٢ – ميثيل – ثيو – أيزو – بنتنيل أدينين » "2- methyl thioisopentenyl adenine" (واختصاره Si⁶A) . وقد نُقىَ هذا المشتق من tRNA أجنة القمح وكذلك من أجزاء tRNA بكتريا القولون (Escherichia coli) (إرجع إلى مرجع 80) . ولم يكتشف العلماء حتى الآن الصورة النيوكليوتيدية nucleotide form لهذه المركبات الأخيرة .

السيتوكينينات المرتبطة Conjugated Cytokinins

لا يوجد دليل مباشر على ارتباط السيتوكينينات كقواعد حرة مع الأحماض الأمينية (كما هو الحال فى الأوكسينات) أو مع الببتيدات أو البروتينات ، ولكن يعتقد العلماء بوجود مستقبلات خلوية خاصة للسيتوكينين Specific cellular receptors تكون موجودة على الأرجح فى أغشية العضيات أو فى السيتوبلازم حيث تقوم بوظيفة الحوامل للهرمونات النباتية phytohormonal carriers ، وعلى أى حال فإن هذه التفاعلات المحتملة لا تُعرف كمعقدات لتخزين السيتوكينين .

وتوجد آلية (ميكانيكية) محتملة ومهمة فى تخزين أو استبعاد نشاط السيتوكينينات ، ألا وهى عملية « الجلكسلة »[1] glucosylation أو تكوين مشتقات كربوهيدراتية أخرى . فلقد وجد مثلاً أن الجلوكوز يرتبط مع ذرة الكربون رقم ٧ (ذرة النتروجين) للزيتين مكوناً جلوكوسيل زيتين وسمى رافاناتين raphanatin ، حيث وجد ليذام Letham ومساعدوه (54) هذه المادة فى البداية بوفرة كبيرة فى الفجل (Raphanus sativus) .

يوجد جليكوسيد آخر هو « ٩ – جلوكوسيل زيتين » "9- glucosyl zeatin" وفيه يتصل الجلوكوز بموضع ذرة الكربون التاسعة ، وهذه الذرة تشغل بسكر الريبوز ribose فى مركبات زيتين ريبوسيد zeatin riboside أو زيتين نيوكليوتيد zeatin nucleotide (الشطر الريبوزى ribosyl moiety) . وفى حالات أخرى تتكون الجليكوسيدات الأقل شيوعاً وذلك بإضافة الجلوكوز إلى مجموعة الأيدروكسيل على السلسلة الجانبية « لبديل N^6 » "N-6- substituted side chain" .

---

(١) عملية الجلكسلة أى عملية ارتباط الجلوكوز بالمركب .

وإذا اختبرنا مركبات الجليكوسيدات والريبوسيدات للسيتوكينين بنظام اختبارى حيوى مناسب ، فإن كل هذه المركبات قد تظهر بعض النشاط الحيوى مع اختلاف فى الفعالية لكل مركب ، ونحن لا نعرف هل المعقد نشط فى حد ذاته ؟ أم أن هذه المركبات كصورة تخزينية وأثناء العمليات الأيضية تنتج القواعد الحرة النشطة حيوياً (السيتوكينينات) . ونفس الوضع يكون صحيحاً بالنسبة لمشتقات الميثيل ثيو methyl thio derivatives ($-CH_3S^-$) على ذرة الكربون الثانية لحلقة البيورين) . وفى هذا الصدد تلزم دراسات أعمق وذلك باستخدام المركبات ذات النشاط الإشعاعى الموسومة لتوضيح دور مركبات السيتوكينين المرتبطة فى تنظيم نمو النبات والتحكم فيه .

توزيع السيتوكينينات فى النبات Distribution of Cytokinins in the Plant

نحن لا نعرف الكثير من التفاصيل عن التمثيل الحيوى للسيتوكينينات فى داخل الكائن الحى in vivo ، ولكننا نعرف أن السيتوكينينات تنتج فى المناطق المرستيمية وفى المناطق ذات جهد النمو المستمر ، وخلال فترة النمو الخضرى من دورة الحياة ، تمثل السيتوكينينات فى الجذور خاصة خلال مرحلة البادرة (78, 127) ، ثم تنتقل إلى الأجزاء العلوية من النبات . وعادة يمكن إدراك وجود السيتوكينينات فى عصارة الخشب الناضح من الأسطح المقطوعة أو فى مستخلصات السوق والجذور ، وتنتقل السيتوكينينات على الأرجح خلال الخشب . ومن الدراسات المبكرة التى اختصت بعزل وتوزيع السيتوكينينات (78) ، نستطيع أن نستنتج أن السيتوكينينات يبدو أنها تكون موجودة بوفرة فى الجذور والأوراق الحديثة العمر والثمار النامية . وعلى ضوء ذلك فقد إقترح العلماء أن هذه الأماكن من النبات تعتبر بصفة أساسية مصبات مُجَمِعة (بالوعات sinks) ويرجع ذلك إلى التركيزات العالية نسبياً من السيتوكينينات والهرمونات النباتية الأخرى فى هذه الأماكن بالمقارنة بأجزاء النبات الأخرى ، وسوف نناقش فيما بعد أن السيتوكينينات على الأرجح تكون مهمة جداً فى تأسيس هذه « البالوعات » فى الأماكن ذات النشاط الأيضى العالى ، ونحن لا نعرف بالضبط الآن ما إذا كانت السيتوكينينات تنتقل إلى أماكن « البالوعات » هذه أم أنها تبنى فى أماكن هذه « البالوعات » نفسها .

التمثيل الحيوى Biosynthesis

ترجع أغلب معلوماتنا المحددة الواضحة عن تمثيل السيتوكينين إلى المعلومات الخاصة بتكوين الأدنين adenine ويشتق هيكل الحلقة الخاصة بالأدنين (أنظر شكل ٢٠ — ٣)

من جزيئات عديدة صغيرة ، ويأتى النتروجين الذى على ذرة الكربون الأولى من النتروجين الأمينى (amino- N) الخاص بالأسبرتيت Aspartate وتأتى ذرة الكربون الثانية من فورميل يد٤ - فولات formyl H_4 folate ، ويأتى النتروجين الذى على ذرة الكربون الثالثة من نتروجين أميد الجلوتامين glutamin amide N ، أما ذرات الكربون الرابعة والخامسة والنتروجين الذى على ذرة الكربون السابعة فيتكونون من جزىء الجليسين glycine بالكامل . أما ذرة الكربون السادسة فتشتق من CO_2 ، وتأتى ذرة الكربون الثامنة من ميثيل إدين يد٤ -فولات methylidyne H_4 folate ، أما ذرة النتروجين على ذرة الكربون التاسعة فتأتى من نتروجين أميد الجلوتامين glutamine amide N . وتشتق مجموعة الأمين amino group التى على ذرة الكربون السادسة من نتروجين الحمض الأمينى الأسبرتيت amino N aspartate .

فى الكائنات الحية in vivo يحدث بناء حلقة البيورين على فسفات سكر الريبوز ribose phosphate . وتُحَدِثُنا كتب الكيمياء الحيوية بتفاصيل هذا التجمع بين البيورين وفسفات الريبوز . وفى ضوء تسلسل البناء الحيوى الذى ينتهى بتكوين أدينوزين أحادى الفسفات كناتج نهائى ، فإنه من المرجح أن قاعدة الأدينين الحرة أو حتى الأدينين سيتوكينين المستبدل يشتقان من مركب أدينوزين أحادى الفسفات أو ريبوسيد riboside سداسى الاستبدال . وتركيب حلقة السيتوكينين فى tRNA تتكون على الأرجح حسب سلسلة التفاعلات الموضحة فى (شكل ٢٠ - ٣) يتبعها إضافة بالمركب الاستبدالى ذى خمس ذرات كربون من مركب أيزو - بنتينيل بيروفسفات isopentenyl pyrophosphte . والسيتوكينينات (الزِيَتين Zeatin وداى هيدروزِيَتين dihydrozeatin) فإنها على الأرجح تنشأ من تحور السلسلة الجانبية side chain ، كذلك فإن مجاميع الميثيل والكبريتات methyl & sulfur groups والموجودة فى ميثيل - ثيو - سيتوكينينات methylthiocytokinins يبدو أنها تضاف إما إلى جزيئات السيتوكينينات الموجودة فى tRNA أو تضاف إلى مركب أدينوزين أحادى الفسفات أو أدينوزين الريبوسيد (riboside) وهناك افتراضات أيضا حول ما إذا كانت السيتوكينينات تتحرر من الأحماض النووية أم تتمثل مستقلة عنها .

لاختبارات الحيوية للسيتوكينينات Cytokinin Bioassays

بالرغم من أن المجربين (experimenters) الأوائل قد استخدموا عديد من نظم

شكل ٢٠ - ٣ : مصادر ذرات البيورين . تتجمع وتلتحم الحلقات على بقايا الريبوز - ٥ فسفات **ribose -5- phosphate** المتحصل عليها من ٥ - فسفوريبوزيل بيروفسفات **5- phosphoribosylpyrophosphate** الذى لا يرى فى الشكل .

الاختبارات الحيوية للكشف عن السيتوكينينات (أنظر جدول ٢٠ – ٢) ، إلا أن أعظم هذه النظم حساسية وتخصصاً هى الاختبارات الحيوية الخاصة بمزارع أنسجة الكالوس النباتية plant callus tissue cultures . ولقد ذكرنا سابقاً الأهمية التاريخية لاختيار نخاع ساق الدخان . أما مزارع كالوس فلقات فول الصويا المفصولة التى كشف عنها ميلر Miller قد استخدمت منذ أوائل الستينات من هذا القرن (71, 72) . كذلك كشف ليذام Letham عن اختبار تضخم enlargement فلقة الفجل المفصولة excised radish cotyledon والتى استعملت كالطرق الحيوية الأخرى لدراسة فعل وعمل السيتوكينين .

جدول ٢٠ – ٢ : الاختبارات الحيوية للسيتوكينينات

Source: *From D.S. Letham. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds.* Ann. Rev. Plant Physiol. *18:349. © 1967 by Annual Review Inc.*

الاختبار الحيوى	المرجع	الوقت اللازم للاختبار ؟	أقل تركيز يمكن الكشف عنه من الكينتين	مدى تركيزات الكينتين† التى تظهر فيها العلاقة الخطية بين التركيز والاستجابة للطريقة	المواد الأخرى خلاف الكينتين النشطة فى هذا الاختبار
Radish leaf disk	58	0.8	10	10–1,000	adenine
Etiolated bean leaf disk	88, 92	2	200	unknown	gibberellins, cobaltous ions
Lemma minor (growth in darkness)	43	2	60	60–600	adenosine, cobaltous ions
Lettuce seed germination	89, 133	2	unknown but <1,000	unknown	gibberellins, thiourea urea, certain urea derivatives
Etiolated pea stem section	136	1	10	10–10,000	sucrose, benzimidazole
Xanthium leaf senescence	105	2	100	100–10,000	benzimidazole, sugars, adenine,* adenosine,* guanosine*
Barley leaf senescence	52, 53	2	3	3–3,000	inorganic salts (hig conc. only)
Tobacco stem pith callus	75, 102, 148, 119	35	1	1–15	gibberellic acid*
Tobacco stem pith	13	21	40	unknown	none†
Soybean callus	92	21	1–4	4–10,000	none†
Carrot root tissue	16, 68, 71	21	1	1–100	gibberellins‡

ساط هذه المواد ضئيل مقارنة بنشاط السيتوكينينات .
ناط الجبريلينات فى هذا الاختبار يظهر أنه لم يحدد بعد .
بو أن حمض الجبريليك لا يشجع النمو فى هذا الاختبار ، إلا أن جبريلينات أخرى معينة تسبب زيادة قليلة جدا فى النمو .

وبفحص قائمة نظم الاختبارات الحيوية نستطيع أن نستنتج الاستجابات الواسعه ومدى الطيف الواسع التى تعزى للسيتوكينينات . فنجد أن السيتوكينينات تؤثر على إنبات بذور الخس ، ونمو الجذر وانقسام الخلية والتضخم والتكشف الخلوى ، وتطور وإنماء البراعم الجانبية وتكوين السوق وإنبساط واتساع الأوراق Leaf expansion ، والاستبقاء والاحتفاظ بالكلورفيل فى الأوراق المفصولة (أى تأخير الشيخوخة) وتكوين أماكن الجذب للنواتج الأيضية (البالوعات sinks) . وهناك أيضاً توجد التأثيرات الكيميوحيوية العديدة للسيتوكينينيات فى النباتات ، بعضها ذكر فى هذا الكتاب والبعض الآخر مذكور فى القراءات المقترحة .

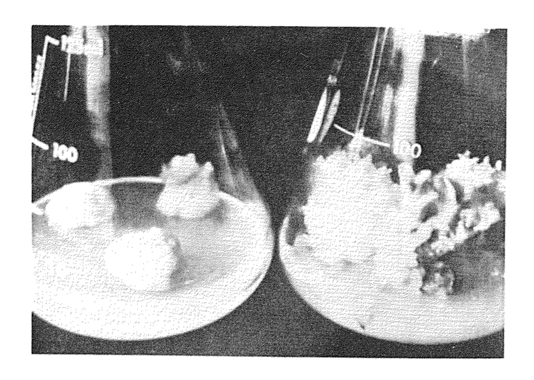
التأثيرات الفسيولوجية Physiological Effects

بعد اكتشاف الكينيتن kinetin بمدة وجيزة نشرت عدة أبحاث تصف تأثيره على النظم المختلفة لنمو النبات ، وأغلب هذه الأبحاث تتعلق بتأثير الكينيتين المشجع لإنقسام وتضخم الخلايا cell division and enlargements . وعلى أى حال فإن السيتوكينينات تنظم عديد من الاستجابات التى ربما تنتج أو لا تنتج من التأثير المباشر للسيتوكينينات .

انقسام الخلية Cell Division :

لاحظ جابلونسكى وسكوج Jablonski & Skoog (42) تنبيه الانقسام الخلوى فى مزارع كالوس نخاع ساق الدخان ، ولاحظا أنه بالإضافة إلى الكينتين لابد من إضافة الأوكسين (إندول حمض الخليك) فى بيئة النمو وذلك حتى يستمر نمو وبقاء نسيج النخاع حياً فى المزرعة . وعلى الرغم من أن كلاً من منظمى النمو يعطيان تأثيراً ضعيفاً عند استعمال كل منهما على حدة ، لكن أثر كل منظم إذا استعمل على حده لا يدوم ولا يبقى . ويبدو على الأرجح أن التأثير المنشط والمشاهد عند بدأ استعمال كل من إندول حمض الخليك أو الكينتين بمفرده ربما يرجع إلى وجود كميات فعلية من هذه المركبات المنتجة داخلياً ألا وهى مشابهات الكينتين kinetin- like substances وإندول حمض الخليك . وعندما يوجد كل من المركبين معاً وبالتركيزات الملائمة (مثلاً للكينتين ٠,٥ مجم/ لتر وللأندول ٥ مجم/ لتر) مع توفر الفيتامينات المناسبة والمعادن فإن الخلايا تنقسم وتتضخم وتعطى كتلة مفككة غير متكشفة من الخلايا وفى الغالب ثلاثية التضاعف triploid . هذه الكتلة من الخلايا غير المتكشفة يشار إليها بنسيج الكالوس Callus tissue . وظاهرة تنبيه انقسام الخلايا وبالتالى نمو الكالوس فى وجود الأوكسين

يظهر أنها صفة عامة مميزة لجميع السيتوكينينات . (شكل ٢٠ - ٤) يوضح تشجيع إنقسام الخلايا بالكينتين وإندول حمض الخليك . وإذا تغيرت النسبة بين كل من الكينتين وأندول حمض الخليك بحيث تكون فى صالح الكينتين وهذا يتأتى سواء بإضافة كمية أكبر من الكينتين أو باستعمال كمية أقل من إندول حمض الخليك ، فربما يحفز ذلك تكشف الكالوس ليعطى نبيتات plantlets ذات سيقان وأوراق .



شكل ٢٠ - ٤ : مزرعة أنسجة كالوس الدخان (Nicotiana tabacum) . بالتحكم فى تبديل النسبة بين السيتوكينين إلى الأوكسين فإن نسيج نخاع ساق الدخان يمكن أن تظل وتنقسم فى المزرعة ككالوس غير متكشف الخلايا (على اليسار) ، أو تحفز إلى التكشف لتنتج براعم تتحول إلى نبات (على اليمين).

From work of F. Skoog and C.O. Miller. Photo by F.H. Witham.

ولكى يحدث الانقسام الخلوى ، فإن سلسلة منظمة من الأحداث لا بد أن تحدث (ألا وهى تخليق الـ DNA ، وإنقسام النواه mitosis وانقسام السيتوبلازم cytokinesis) . وهنا يبرز سؤال ، هل أندول حمض الخليك أو السيتوكينين كل بمفرده له تأثير محدد على أى خطوة فى هذا التسلسل ؟ تبدوا الإجابة على هذا السؤال - نعم . وجد داس وباتيو وسكوج Das, Patau & Skoog (20) أن كلاً من الكينتين ، والـ IAA

إذا استعمل كل بمفرده يشجع تخليق الـ DNA فى مزرعة نخاع الدخان ، حيث وجدوا أيضاً أن كلاً من منظمى النمو لازمان لعملية انقسام النواه mitosis بالرغم من أن الـ IAA يسود فى هذه الخطوة . بالإضافة لذلك فقد اقترحوا أنه عندما يوجد أى من إندول حمض الخليك أو الكينتين بتركيزات عالية فإن الآخر يشكل عاملاً محدداً على الأقل لإحدى الخطوات الثلاثة فى التسلسل اللازم لإتمام انقسام الخلية . ودعمت الدراسات التالية مثل هذا الاتجاه من التفسير ، واستنتجت الخلاصة القائلة بأن السيتوكينينات تعمل كمحرك خاص specific trigger لعملية انقسام السيتوبلازم cytokinesis . وهنا تبرز مرة ثانية كما ناقشناها فيما سبق العلاقة بين الجبريلينات وأندول حمض الخليك عن أهمية التوازن بين هرمونات النمو فى النبات ، وذلك لتنظيم نمو وإنمائية النبات .

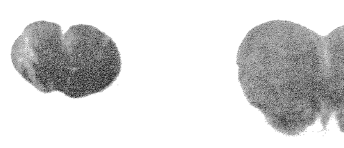
كيف يسبب السيتوكينين انقسام الخلية ؟ سؤال ما زال دون إجابة ، ويبدو أن شطر الأدينين adenine moiety لجزىء السيتوكينين يظهر أنه يكون أساسياً فى هذه العملية ، إلا أنه يمكن استعمال استبدالات مختلفة للسلسلة الجانبية .

تضخم الخلايا والأعضاء Cells and Organs Enlargement

تنبه وتسبب السيتوكينينات أيضاً تضخم الخلايا ، وهذا التأثير يقترن أيضاً بـ IAA وبالجبريلينات . فمعاملة الأقراص الورقية المفصولة من أوراق الفاصوليا (phaseolus vulgaris) الشاحبة ظلاميا eteolated بالكينتين تسبب تضخم الخلايا (70, 95) ، وهذا التأثير للكينتين يحدث فى غياب الـ IAA . لاحظ المجربين أيضاً تضخم وكبر الخلايا بعد المعاملة بالكينتين فى مزارع أنسجة نخاع الدخان (29) وفى جذور الدخان (4) وفى نسيج الخرشوف artichoke المفصول (1) . وقد لوحظ أيضاً تضخم الخلايا بعد المعاملة بالسيتوكينينات الأخرى خلاف الكينتين (53) ، وحيث أن استحثاث السيتوكينين لتضخم الخلايا قد ظهر بوضوح إلا أنه لا يعتبر العامل الوحيد المسبب فى انقسام الخلية .

ومن الحقائق الغريبة هى أن السيتوكينيات تشجع التضخم فى نسيج الدخان واستطالة الأجزاء العليا لبادرات الفاصوليا النامية فى الظلام ، إلا أنه يثبط عملية استطالة قطاعات السيقان المختلفة ، ويبدو أن مثل هذه التأثيرات المتناقضة ما هى إلا بسبب الظروف الفسيولوجية المختلفة للمادة النباتية أكثر منها بسبب النشاط الجزيئى melecular activities المختلف للمادة الفعالة .

من الظواهر ذات الأهمية الخاصة للسيتوكينين هى تضخم وكبر الفلقات المفصولة فى كل من : الفجل radish (54) ، والقرع العسلى (اليقطين pumpkin) (5) ، والشبيط (23) Cocklebur ، والكتان flax (109) ، والحلبة fenugreek (100) . ويوضح (شكل ٢٠ — ٥) استحثاث تضخم فلقات الفجل نتيجة للمعاملة بالكينتين وقد دلّل ليذام Letham (49) أن استحثاث الكينتين لإنبساط وتمدد فلقات الفجل المنزوعة يرجع إلى أثره فى كبر الخلايا وتمددها وليس إلى أثره فى انقسام الخلايا . وتضخم وكبر الخلايا يرجع على الأقل جزئياً إلى تنشيط امتصاص الماء فى هذه الخلايا ، وامتصاص الماء يكون كاستجابة لتكوين وإنتاج السكريات المختزلة فى الخلايا الفلقية (7, 40) . وفى وجود السيتوكينين فإن بناء السكريات المختزلة يبدو أنه يكون نتيجة للتحول فى الليبيدات conversion of lipids . وبالرغم من أن السيتوكينين يبدو أنه لا يؤثر على إنزيمات تحويل الليبيدات ، إلا أن الكينتين يزيد من نشاط إنزيم الإنفرتيز invertase activity فى



شكل ٢٠ — ٥ : استحثاث الكينتين لتضخم فلقات الفجل radish (Raphanus sativus) . تُحضن الفلقات على ورق ترشيح مبلل بمحلول منظم يحتوى على ٢ ملى مول (mM) فسفات بوتاسيوم (على اليمين) لمدة ٧٢ ساعة عند درجة ٢٦ م° وشدة إضاءة مقدارها ٤٥٠ لوكس .

Courtesy of I.S. Bewli and F. H. Witham.

الفلقات ، وبناءاً على ذلك فقد أُقترح أن السكروز الذى يبنى فى البداية من تحول الليبيدات يتحلل بسرعة إلى السكرات النشطة أسموزيا وهى الجلوكوز والفركتوز . ولقد وجد روس وزملاؤه Ross & his colleagues أن الزيتين zeatin يشجع حدوث تغيرات فى الجدار الخلوى بميكانيكية غير معروفة ، ويكون نتيجتها حدوث تحورات فى الجدار الخلوى وزيادة فى مرونته ولُدُونته . ومن ثم فإن السيتوكينينات تنبه وتشجع تضخم واتساع الفلقات عن طريق تأثيرها وفعلها على الأقل على عمليتين فسيولوجيتين ، وكذلك أثرها على نشأة وتدعيم العمليات الكيميوحيوية الأخرى .

وتوجد نقطة أخرى مهمة ، والتى تحدث لفلقات نباتات أخرى من ذوات الفلقتين التى تعتمد على هضم المواد الدهنية المخزنة فقد وجد فى فلقات الفجل أن الضوء يحثها على التضخم والانبساط ، وتأثير الضوء يكون نتيجة وساطة الفيتوكروم ، إلا أن الاستجابة النهائية الناتجة للمركبات الكيميائية تكون على الأرجح هى السيتوكينينات (40) . إلا أننا لا نعرف بالضبط العلاقة بين هذه الهرمونات النباتية ونظام الفيتوكروم phytochrome system . كيف يُنَشطْ نظام الفيتوكروم phytochrome[1] بالضوء والتى تُحفز نشاط الهرمونات النباتية – ما زالت تلك الألغاز تشكل تحدياً للعلماء .

إنبات بذور الخس Lettuce Seed Germination

يشجع الضوء الأحمر (red light) إنبات بذور الخس [(Lactuca sativa) c.v.Grand Rapids] ويثبط هذا الإنبات بالأشعة تحت الحمراء infrared (أى الضوء الأحمر البعيد far red light) . إذا نقعت بذور الخس فى محلول الكينتين أو أحد السيتوكينينات الأخرى ثم أُنبتت فى الظلام فإن إنبات هذه البذور المعاملة يكون أعلى بدرجة معنوية عن إنبات بذور المقارنة (الكنترول) النامية فى الظلام ، وكانت نسبة إنبات بذور الخس المعاملة بالكينتين مماثلة لنسبة إنبات البذور التى عوملت بالضوء الأحمر . فضلاً عن ذلك فإن التثبيط الناتج عن معاملة البذور بالضوء الأحمر البعيد يمكن التغلب عليه وعكس أثره ولو جزئياً وذلك بنقع هذه البذور فى محلول السيتوكينين لمدة ١٢ إلى ١٨ ساعة قبل المعاملة بهذا الضوء . ويوضح (جدول ٢٠ – ٣ و ٢٠ – ٤) هذه النتائج وكذلك تلك النتائج الخاصة بأقراص أوراق الفاصوليا .

---

(١) سوف يشرح نظام الفيتوكروم هذا فى الفصل الواحد والعشرون .

جدول ٢٠ - ٣ : تأثير الكينتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على إنبات بذور الخس صنف جراند رابدس Grand Rapids خلال فترة مقدارها ٧٢ ساعة.

Source: From C.O. Miller. 1956. Plant Physiol. 31: 318.

الإنبات		معاملة الضوء*	تركيز الكينتين (مول)
تجربة (٢)	تجربة (١)		
7	8	بدون معاملة none	0
86	84	بدون معاملة none	5×10^{-5}
96	96	٨ دقائق أحمر	0
7	5	٥ دقائق أحمر ثم أعقبها ٨ دقائق أحمر بعيد	0
83	86	٨ دقائق أحمر بعيد	5×10^{-5}

* اعطيت المعاملات الضوئية بعد ١٦ ساعة من بداية التجربة.

+ سجلت النسبة المئوية للعدد الكلي التقريبي (من ٩٥ إلى ١٠٥ بذرة لكل معاملة)

جدول ٢٠ - ٤ : تأثير الكينتين والإشعاع الأحمر - والأحمر البعيد على نمو أقراص أوراق الفاصوليا خلال فترة نمو مقدارها ٤٨ ساعة .

Source: From C.O. Miller. 1956. Plant Physiol. 31:318.

الزيادة في القطر مم	معاملة الضوء*		تركيز الكينتين (مول)
1.05 ± 0.04†	بدون معاملة	none	0
2.48 ± 0.03	بدون معاملة	none	5×10^{-5}
2.58 ± 0.08	٥ دقائق أحمر		0
1.01 ± 0.06	٥ دقائق أحمر بعيد		0
1.17 ± 0.07	٥ دقائق أحمر ثم ٥ دقائق أحمر بعيد		0
2.49 ± 0.08	٥ دقائق أحمر بعيد		5×10^{-5}

* أعطيت المعاملات الضوئية عند بداية التجربة.

† الخطأ القياسي عشرة أقراص لكل معاملة.

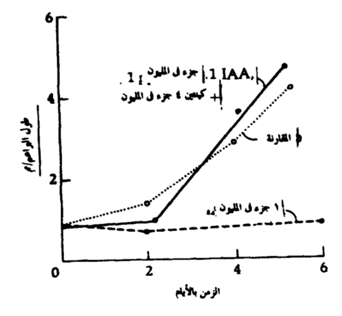
إنشائية ونمو الجذر Root Initiation and Growth

بالرغم من القلة النسبية للتجارب التى أجريت عن تأثير السيتوكينين على المجموع الجذرى ، إلا أن السيتوكينينات يبدو أن لها المقدرة على كل من التأثير المشجع والمثبط فى إنشائية الجذور وإنمائها . فقد وجد أن الكينتين فى وجود « متحللات الكازين » «casein hydrolysate» والـ IAA يشجع إنشائية وإنمائية الجذور فى مزارع كالوس ساق الدخان (106) . كما وجد فريز Fries (26) زيادة فى الوزن الجاف وزيادة فى استطالة جذور بادرات الترمس (lupin) التى تحفز بالكينتين . وقد وجد أيضاً أن جميع تركيزات الكينتين تُزيد الوزن الجاف للمجموع الجذرى بالرغم من أن استطالة الجذر تُثبط بالتركيز المرتفع .

فى قطع جذر البسلة المفصولة excised pea root segments فإن التركيزات المنخفضة من الكينتين (٥ × ١٠^-٨ مول) ظهر أن لها تأثير مشجع محدود على إنمائية الجذور الجانبية ، إلا أنه تحت ظروف التركيزات المرتفعة فإن الكينتين يعتبر مثبطاً فى هذا الشأن (114) . وتوجد بعض الملاحظات التى تدل على أن الفعل المتبادل بين السيتوكينينات والأوكسين ربما يؤثر فى مكان نشأة الجذور الجانبية . على سبيل المثال أوضح بونيه وتورى Bonnett (9) and Torrey أنه بإضافة تركيزات مختلفة من الأوكسين والسيتوكينين إلى نهايات قطع الجذور المفصولة لنبات العليق العادى common bindweed (Convolvulus) أمكن تغيير وتعديل مكان تكوين الجذور الجانبية .

إنمائية البراعم ونمو الأغصان Buds Development and Shoots Growth

يدل العمل الأصلى فى تجارب مزارع كالوس الدخان أهمية دور السيتوكينينات الأساسى فى التحكم فى نشأة الأغصان والسيادة القمية . ولقد ناقشنا من قبل السيادة القمية apical dominance ألا وهى تثبيط نمو البراعم الجانبية بالأوكسين المنبعث من البرعم الطرفى ، والخصائص المتحكمة فى هذه الظاهرة لم تفهم بالضبط ومن الممكن أن تتضمن عوامل أخرى خلاف الـ IAA والتى تتداخل معه فى العمل . كما إرتنا ويكسون وثيمان (125) Wickson and Thimann فى دراستهما عن الفعل المتبادل المشترك للـ IAA والكينتين kinetin على ظاهرة السيادة القمية ، أن نمو البراعم الجانبية فى قطع سيقان البسلة قد ثبط عند وضع هذه القطع فى محلول مزرعة يحتوى على الـ IAA كما هو متوقع . وبالطبع فإن نمو هذه البراعم الجانبية على القطع الساقية لم يثبط فى حالة محلول المزرعة المائى المغذى الغير محتوى على الأوكسين ، إلا أن إضافة الكينتين مع الـ IAA يحفز وينبه نمو هذه البراعم (أنظر شكل ٢٠ - ٦) .



شكل ٢٠ – ٦ : تأثير الفعل المتبادل « للكينتين – IAA» على نمو البراعم فى القطع الساقية لنبات البسلة (Pisum sativum) . يزال الأثر المثبط لـ IAA باستخدام الكينتين . التركيزات المستخدمة : ١ جزء فى المليون IAA و ٤ جزء فى المليون كينتين .

From M. Wickson and K.V. Thimann. 1958. Physiol. Plant. 11: 62.

وقد لاحظ ويكسون وثيمان Wickson and Thimann أن تأثير الكينتين على السيادة القمية يمكن ملاحظته أيضاً على الأغصان الكاملة entire shoots ، أى فى وجود البرعم الطرفى . فقد وجدا أيضاً – كما هو الحال فى الدراسات الكلاسيكية للسيادة القمية – أن إزالة البرعم الطرفى ينبه نمو البراعم الجانبية أما إذا أعيد البرعم الطرفى مرة أخرى إلى مكانه فإن البراعم الجانبية تُثبط بالكامل ، ولكن إذا نقع المجموع الخضرى الكامل فى محلول الكينتين فإن تثبيط البراعم الجانبية الناشىء عن فعل البرعم الطرفى يزول إلى حد كبير (أنظر شكل ٢٠ – ٧) .

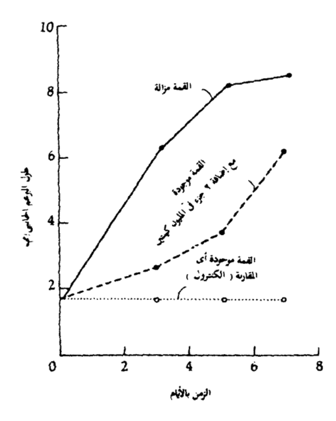
أوضحت أبحاث أخرى عديدة التأثير المنبه للسيتوكينينات فى استحثاث نمو البراعم الجانبية (84, 113) . وعلى سبيل المثال لاحظ تورى Torrey (113) أن الكينتين يُنشىء initiated المُنْشِئات البرعمية الأولية bud primordia[1] فى قطع جذور نبات العليق bindweed (convolvulus arvensis)[2] . وكان هذا التأثير السابق أكثر وضوحاً وتمييزاً إذا

(١) المنشآت البرعمية الأولية على جذور أى نبات تعتبر منشآت برعمية « عرضية » ، لأن الجذور فى العادة لا تحمل براعم وكذلك الأوراق .

(٢) (Convolvulus) كلمة لاتينية تعنى الملتف أو الالتفاف entwine أما كلمة arvensis وهى اسم النوع فهى كلمة لاتينية تعنى المختص بالزراعة الحقلية وقد تعبر هذه الكلمات جزئياً عن تلك الحشيشة الخطرة التى يصعب مقاومتها نظراً لتكون براعم عرضية على جذور النبات بعد إزالة المجموع الخضرى الهوائى كما أن هناك تكاثر جذرى آخر . أما الكلمة الإنجليزية bindweed فهى تعنى الحشيشة الملتفة ، واسمها الدارج فى مصر العُلّيق .

ما نُمِيتْ تلك القطع الجذرية فى الظلام .

فى إحدى التجارب ، نُقِعَتْ بادرات الفاصوليا التى يبلغ عمرها خمسة أيام فى محلول من الكينتين ، ثم أُنميت بعد ذلك لمدة ٤٦ ساعة وكانت النتائج هى : زيادة الوزن الرطب للسويقات الجنينية العليا epicotyls – وزيادة إتساع إنبساط الأوراق – وزيادة إستطالة الساق وأعناق الأوراق (petiols) . بالإضافة إلى ذلك فإن الزِيَتين zeatin يشجع نمو الأغصان الثانوية فى بادرات البسلة (127) ، كما يعتقد أنه المادة الكيميائية (الزِيَتين) المسئولة عن الكثافة المُفرِطة فى التفريع الثانوى (excessive secondary shoot development) وهو المظهر المتسبب عن الإصابة وتحفزه بكتريا الكورنبكتريوم (46) Fasciation .(Corynebacterium)



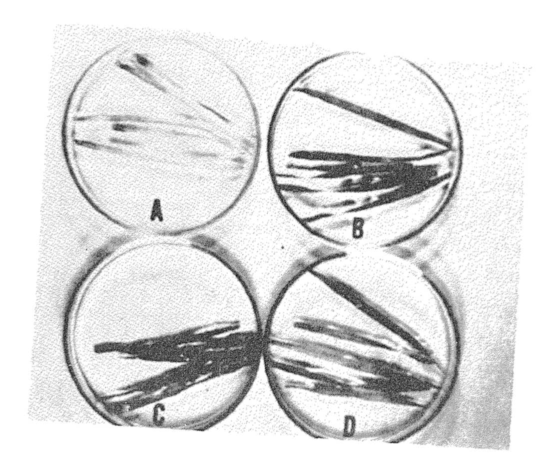
شكل ٢٠ – ٧ : تأثير الكينتين على السيادة القمية لنبات البسلة (Pisum sativum) . استعمال ٢ جزء فى المليون كينتين يُبطل جزئياً التأثير المثبط للبرعم الطرفى على نمو البراعم الجانبية

From M. Wickson and K.V. Thimann. 1958. Physiol Plant. 11: 62

يبدو أن السيادة القمية تُحكم بالتوازن والإتزان بين التركيزات الداخلية لكل من السيتوكينين والـ IAA (125) ، فقد اقترح بعض الباحثين أن السيتوكينين له تأثير مثبط مباشر على إنتاج إنزيم أوكسيديز أندول حمض الخليك (IAA oxidase) . وإضافة السيتوكينين إلى البراعم الجانبية من المحتمل أن يُثبط تخليق صور متعددة معينة لإنزيم أوكسيديز الـ IAA والتى تنتج طبيعياً عند إنتقال الـ IAA من البرعم الطرفى terminal bud ، ويكبح (repression) نشاط أوكسيديز الـ IAA ، فإن الأوكسين المنتشر ربما ينبه نمو البراعم الجانبية وإنمائية الأغصان . وبالإضافة إلى إحتمالية تثبيط تحلل الأوكسين السابق الإشارة إليها فإن السيتوكينينات يمكن أن تُنشيء ميكانيكية جذب « بالوعات » "sinks" فى البراعم الجانبية والتى تحفز سرعة إنتقال المغذيات إليها والتى تتضمن منظمات نمو أخرى والفيتامينات والعناصر المعدنية الغذائية اللازمة لنشأة البراعم ونمو الأغصان . والعلاقة الفعلية للتأثيرات المباشرة للسيتوكينينات على تخليق أوكسيديز الـ IAA أو تأسيس « البالوعات » تشكل إفتراضات جيدة لإجراء المزيد من التجارب على النباتات الكاملة فى المستقبل .

الإستبقاء الحفاظى على الكلورفيل وتأخير الشيخوخة فى الأوراق Retention of Chlorophyll and Delayed Senescence in Leaves

إذا فصلت الأوراق الناضجة المكتملة وظيفياً mature functional leaves عن النبات فيحدث تحلل سريع للبروتين فى الأنصال (blades) ويصاحب هذا التحلل هجرة كل من : المكونات النتروجينية اللابروتينية nonprotein nitrogen – ومكونات الليبيدات – ومكونات الأحماض النووية ، وذلك من خلال الأغشية المختلفة إلى الأعناق petiols ، ويعقب ذلك بسرعة تحلل الكلورفيل مع الإسراع فى إختفاءه . وكان شبنَل (18) Chibnall هو أول من أثبت عام ١٩٥٤ م أن تكوين الجذور على الأوراق المفصولة نتيجة للمعاملة بالـ IAA قد أعاق بداية أعراض الشيخوخة فى هذه الأوراق ، وظلت هذه الأوراق بما تحمله من مُنْشِئات الجذور الأولية النامية فى حالة صحية جيدة لعدة أسابيع . واقترح شبنل Chibnall أن الجذور أو الأعناق الخاصة بالأوراق المفصولة تنتج هرموناً ينتقل إلى النصل lamina حيث يعمل على إعاقة الشيخوخة . ودلت ملاحظات رتشموند ولانج (99) Richmond and Lang وآخرون (91) أن معاملة الأوراق المفصولة بالسيتوكينين يطيل فترة حياتها عن طريق تأخير تحلل البروتين وفقد الكلوزوفيل ، ومن ثم فإن اختفاء الكلوروفيل (فقد اللون الأخضر) يستخدم كدليل جيد لدراسة أثر المركبات على الشيخوخة (أنظر شكل ٢٠ – ٨) .



شكل ٢٠ – ٨ : تأثير الكينتين والزيتين على الاستبقاء الحفاظى للكلوروفيل فى أوراق القمح المفصولة . الأوراق طافية على : (أ) ماء مزدوج التقطير – (ب) – محلول كينتين ٥ ملليجرام/لتر – (جـ) – محلول زيتين ٥ ملليجرام/لتر (د) محلول زيتين ٥. ملليجرام/لتر

Photo by F.H. Witham.

وخلال الدراسات المبكرة لخواص السيتوكينينات الحافظة للكلوروفيل ، لاحظ الباحثون أن حفظ البروتين والكلوروفيل ليست صفة خاصة ومحددة بالسيتوكينينات فقط ، فقد لاحظ بيرسون وسامبورسكى وفورسيث Person, Samborski & (93) Forsyth أن مركب بنزيميدازول benzimidazole يؤخر شيخوخة أوراق القمح المفصولة . كما لاحظ باحثون آخرون أن الأوكسينات بما فيها الـ IAA (90, 92) وأحماض فينوكس حمض الخليك الكلورونية Chlorinated phenoxyacetic acids والجبريلينات لها نفس التأثير على الأوراق المفصولة من النباتات المختلفة . وتستخدم طريقة حفظ الكلوروفيل فى الأوراق المفصولة للكشف عن السيتوكينينات والجبريلينات فى نظم الاختبارات الحيوية المتعددة .

أما فيما يختص بالحفاظ الاستبقائى للكلوروفيل فى الأوراق المفصولة فقد اقترح أسبورن Osborne (91) فى أوائل الستينات من القرن الحالى أن هذا الاستبقاء يكون من خلال وساطة وتنشيط نظام « RNA – بروتين » . وقد أعلن سيجورا ويوميمورا وأوتا Sugiura, Umemura & Oata (108) أن الكينيتين يشجع صافى تخليق الـ RNA فى الجزيئات الميكروزومية والسيتوبلازمية microsomal and cytoplasmic fractions لأقراص الدخان الورقية . وأظهرت دراسات أخرى بعد ذلك أثر السيتوكينينات على تخليق الـ RNA والبروتين ، وما زلنا لا نعرف الميكانيكية بالضبط .

ولقد وجد أن ما يسمى بالْجُزر الخضراء green islands الناتجة عن تجمع الكلوروفيل (مساحات خضراء green areas) وهى تتكون من خلايا غنية بالنشا ، تلك الجزر تنتشر تبادلياً مع الأنسجة الورقية المصفرة والْمُتَنَاخِرة Chlorotic and necrotic وهذه المظاهر (التبرقش) من خصائص الأمراض النباتية التى تسببها فطريات معينة (على وجه الخصوص الأصداء rust) والفيروسات Viruses . وهذه الجزر الخضراء يتم الاستبقاء عليها بفعل السيتوكينينات التى تخلق إما بالكائن الحى المسبب للمرض (المعتدى invading) أو تخلقها خلايا النبات العائل (host cells) . وهذا المظهر من مظاهر العلاقة بين العائل – والطفيل host-parasite relationship غير واضحة – واستيطان السيتوكينينات فى هذه المساحات تبدو أنها تسبب الاستبقاء على الكلوروفيل من جهة ، ومن جهة أخرى تعمل على إنتاج « بالوعات » تعمل على تراكم المغذيات التى تدعم تكاثر الطفيل .

والإضافة الخارجية للسيتوكينينات "exogenously applied" تكون فعالة فى الحفاظ على الأزهار طازجة وكذلك فى الحفاظ على الخضراوات والثمار أثناء فترة ما بعد الحصاد post-harvest . ولم تستعمل السيتوكينينات كمواد حافظة للمنتجات النباتية على نطاق تجارى فى الولايات المتحدة وذلك بسبب القيود التى تفرضها الحكومة بشأن تعريض مواد الطعام إلى الكيماويات المختلفة[١] .

(١) بالرغم من الأمان الذى قد يبدو الآن من استخدام العديد من الهرمونات النباتية فى تنظيم نمو النباتات إلا أن الدول المتقدمة بصفة عامة وجميعها تحظر استخدام هذه الهرمونات على مواد الطعام لما قد يكون لها من آثار جانبية ضارة على الإنسان ، إلا أن هذه الدول تُصدر العديد من المستحضرات التجارية لمثل هذه الهرمونات إلى دول العالم الثالث لاستخدامها على النطاق التجارى وتحيطها الشركات المنتجة بالدعاية الكافية لاستخدامها ، لذلك فيجب على الدول المستوردة لهذه الكيماويات سن القوانين وتنظيم تداولها بحيث يقتصر استخدامها على النباتات التى لا تدخل فى غذاء الإنسان أو الحيوان كمحاصيل الألياف والأخشاب وزهور الزينة ونباتاتها فقط . كما يجب أن ننوه أيضا أن بعض الدول المتقدمة تسمح بعلاج المنتجات النباتية الغذائية المصدرة منها بهذه الكيماويات وتحرم استهلاكها داخلياً .

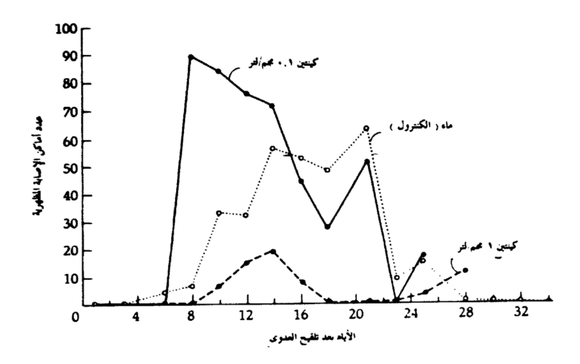
السيتوكينينات والعدوى الفيروسية Cytokinins and Virus Infection

تؤثر السيتوكينينات الصناعية وهى الكينيتين ، ٦ بنزيل – أمينوبيورين (6-PAP) على إنتاج الفيروسات فى بعض نظم العوائل (45, 85, 110) . وأول من لاحظ ذلك هما الباحثان كيرالي وزمرماي Király and Szirmai (45) ، حيث لاحظا أن إنتاج وتكاثر فيروس موزايك الدخان (TMV) يُثبط فى أقراص أوراق الدخان (Nicotiana glutinosa) إذا حُضنت هذه الأقراص بعد التلقيح بالفيروسات inoculation of the virus أى بعد العدوى الصناعية بالفيرس مباشرة فى محلول من الكينيتين تركيزه ٥٠ مليجرام/لتر . وللوصول إلى أقصى تثبيط للفيروس فيجب معاملة الأوراق الكاملة بالكينيتين قبل تحضير الأقراص الورقية منها ويبدو أن ذلك ضرورى للحصول على أقصى تثبيط .

لاحظ الباحثون أيضا وجود عدد أقل وأصغر لمناطق الإصابة الفيروسية المُضارة (Lesions) فى أشرطة الأوراق التى وُضعت تجريبياً على أسطح محاليل من الكينيتين قبل أن تُعْدى بالتلقيح صناعياً بالفيروس مباشرة ، وذلك بمقارنتها بمثيلاتها التى لم تعامل بالكينيتين ، وكما هو متوقع فإن ٦ – بنزيل أدينين 6-benzyladenine كان أكثر نشاطاً عن الكينيتين فى تثبيط تكاثر الفيروس وعدد أماكن الإصابة المُضارة فى العديد من المواد النباتية التجريبية (2) .

ويبدو أن مستويات السيتوكينينات والتفاعل المتبادل بين العائل والفيروس تعتبر عوامل مهمة للحصول على التأثيرات الثابتة . فمثلا وجد كل من تافنتزس وسميث وويذام Tavantzis, Smith and Witham (110) أن أوراق الدخان الكاملة غير المفصولة عن النبات إذا رشت يومياً بالكينيتين ذى التركيزات المنخفضة نسبياً (٠,١ ملليجرام/لتر) لعدة أيام قبل تلقيح العدوى بفيروس البقع الحلقية ring spot virus (TRSV) لنتج عن ذلك معدلات عالية للإصابة ، بينما تركيزات الكينيتين الأعلى من ذلك (١ مليجرام/لتر ، ١٠ ميلجرام/لتر) تثبط الإصابة (أنظر شكل ٢٠ – ٩) . هذا وقد احتوت مستخلصات أوراق الدخان المصابة بفيروس (TRSV) السابق الإشارة إليه على كمية أقل معنوياً من النشاط السيتوكينينى بالمقارنة بالمستخلصات المتحصل عليها من أوراق النباتات التى لم تُعدى . كما وجد نفس الباحثون أن نَضْح الجذور المفصولة (إفرازات) root exudates الخاصة بنباتات اللوبيا Cawpea المصابة بعدوى فيروس (TRSV) محتوية على نشاط سيتوكينينى أقل بالمقارنة بنَضْح الجذور الخاصة بالنباتات الغير مصابة . وتدل هذه النتائج على أهمية السيتوكينينات كتفاعل متبادل فى علاقة الطفيل

بالعائل ، والمعلومات الكثيرة من هذه الوجهة تعطى فرصاً مثيرة فى طرق تحكم عدوى الفيروس عن طريق السيتوكينينات فى مجال واسع من النباتات .



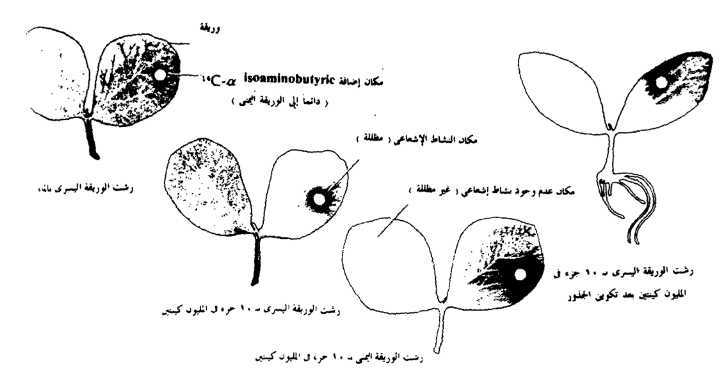
شكل ٢٠ – ٩ : الاختبار الحيوى لأماكن الإصابة المظهرية Local lesion bioassay عُبر عن درجة نشاط عدوى الفيروس بقدر مواطن الإصابة لكل نصف ورقة لكل نبات لوبيا اختبارى تم تلقيحه بمستخلص أوراق دخان كاملة مأخوذ فى الأوقات المبينة . رُشت الأوراق بالماء أو بالكينتين (تركيزات ٠,١ ملليجرام/لتر أو ١ ملليجرام/لتر) يومياً ، ابتداءاً من قبل العدوى بتسعة أيام واستمرت بعد ذلك .

From S.M Tavantzis, S.H. Smith, and F.H Witham. 1979. Physiol. Plant Path.14: 227-233

انتقال المغذيات والمواد العضوية

Translocation of Nutrients and Organic Substances

فى أواخر الخمسينات وأوائل الستينات من القرن العشرين أثبت موذس ومساعدوه إنجلبريشت ، وشت Mothes, Englebrecht & Shutte (82, 83) أن الكينتين يسبب انتقال النتروجين الذائب من أوراق الدخان (Nicotiana rustica) على نبات الدخان الكامل ، إلى مواضع مساحية لأوراق أخرى على نفس النبات . كما لاحظ هؤلاء الباحثون أيضا أن الجليسين المميز ذريا (الموسوم) labeled glycine والمستعمل على ربع النصل الورق السفلى قد انتقل إلى ربع آخر سبق رشه بالكينتين ، ويوضح شكل ٢٠ – ١٠ فعل



شكل ٢٠ – ١٠ : تأثير الكينتين على انتقال -^{14}C – المميز ألفا أمينو أيزوبيوتريك ^{14}C-*labeled* α-aminoisobutyric

Data from work of K.Mothes.

السيتوكينينات فى عملية الانتقال . وفى الواقع فإن حمض ألفا – أمينوأيزوبيوتريك - α aminoisobutyric acid والذى لا يدخل فى تركيب البروتين قد تراكم أيضا فى الأماكن التى سبق رشها بالكينتين – وتؤدى هذه النتائج إلى اقتراح أن أثر الكينيتين فى تراكم النواتج الأيضية metabolite accumulation ليس بالضرورة أن يكون ناتج عن تأثير الكينيتين المباشر على بناء الـ RNA وتخليق البروتين . وبصرف النظر عن ميكانيكية هذه الظاهرة بالضبط فإن الدلائل تدل بقوة على أن السيتوكينينات تؤثر على تكوين البالوعات sinks أو أماكن جذب لها أفضلية فى اجتذاب وتركيز وتراكم المغذيات .

وافترض بعض الباحثين (127) إحتواء الأوراق النشطة فسيولوجيا وكذلك السيقان على مستويات عالية من السيتوكينينات تنظم سريان وتدفق المغذيات ، بمعنى أن هذه المواد الغذائية تُسحب إلى أماكن معينة (القمم النامية ، والأوراق الحديثة الإنماء المنبسطة ... وهكذا) أثناء طور النمو الخضرى للنبات . وعند نضج الأوراق ربما تفقد مقدرتها على إنتاج أو تراكم السيتوكينينات وبذلك تحدث التغيرات المتتالية فى بناء كل من RNA والبروتين والكلوروفيل .

ويبدو أن الشيخوخة وفقد الكلوروفيل ونقص السيتوكينيات فى الأوراق التامة النمو تتعلق بتطور إنمائية الأوراق المتفتحة الحديثة العمر والتى يبدو أنها تميل إلى تراكم السيتوكينينات والمغذيات الضرورية داخلها .

وقد لاحظ ويذام وميلر Witham & Miller (127) زيادة واضحة فى السيتوكينينات بعد الإخصاب وأثناء التطور الإنمائى لحبوب الذرة . وتصل السيتوكينينات إلى أعلى مستواها أثناء طور النضج اللبنى للحبوب ويكون هذا المستوى أكبر بكثير من مستوى السيتوكينينات فى السيقان والأوراق . وإذا كانت السيتوكينينات تعمل فى الحقيقة على تشجيع تكوين « البالوعات » "sink formation" ، فإنها يجب أن تتسبب فى الانتقال التفضيلى للمغذيات من المناطق الخضرية للنبات إلى التراكيب التكاثرية النامية الجديدة . ومن الجدير بالذكر هنا أنه لوحظ فى العديد من النباتات الحولية أن تلازم الإنتقال وتحرك المواد الغذائية تكونان عمليتين متلازمتين للمواد الغذائية إلى التراكيب التكاثرية ، بينما تعانى الأجزاء الخضرية من فقد فى الكلوروفيل والشيخوخة . وما زلنا يجب أن نعلم الكثير عن التنظيم الهرمونى لانتقال كل من المغذيات nutrients والمواد الضوء بنائية photosynthate فى النباتات . هذا ويعتبر أثر السيتوكينين المسبب فى تشجيع انتقال المغذيات ذا أهمية من الوجهة الزراعية .

عمل السيتوكينينات Action of Cytokinins

أظهرت تحضيرات حمض tRNA من مصادر نباتية وحيوانية احتوائها على السيتوكينينات ، ويكون شطر البيورين purine moiety الخاص بالسيتوكينين مكوناً من مكونات سلسلة tRNA ومجاوراً لعكس الشفرة anticodon ، وتؤثر السيتوكينينات على الأرجح على عملية بناء البروتين عن طريق إشتراكها فى عملية اتصال tRNA مع معقد الريبوزوم – (ribosom - mRNA Complex mRNA) أثناء تمثيل البروتين . والتحكم فى ربط الأحماض الأمينية بهذه الطريقة يمكن أن يقدم لنا التفسير لمشاركة السيتوكينينات فى العديد من التأثيرات الفسيولوجية . والخلاف أو الاعتراض على هذه الفكرة السابقة باعتبارها الميكانيكية الأساسية لعمل أو فعل السيتوكينينات هو أن السيتوكينينات المضافة خارجياً exogenous لا تدمج كجزيئات كاملة فى جزىء tRNA خلال عمليات التمثيل ، وعلى الأقل لم يثبت الباحثون هذا الإدماج تجريبياً .

الفعل المتبادل للسيتوكينينات والأحماض النووية

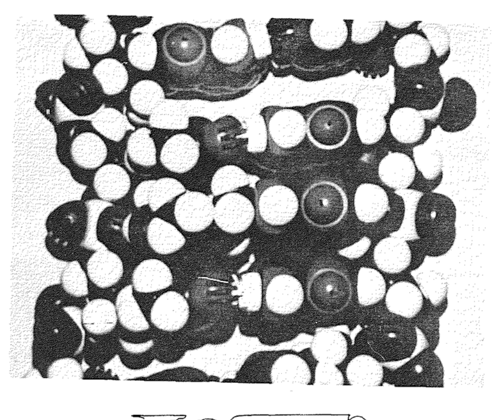
Interaction of Cytokinins/and Nucleic Acids

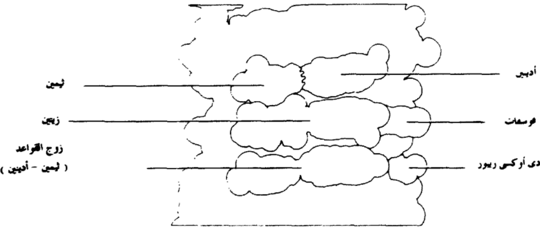
إقترح بعض العلماء أن الأحماض النووية تعمل كمصدر خلوى للسيتوكينينات الذائبة ، وبجانب وجودها فى حمض الـ tRNA ، توجد أماكن أخرى لفعل وعمل السيتوكينينات السيتوبلازمية Cytoplasmic Cytokinins أو السيتوكينينات الخارجية الإمداد exogenously supplied cytokinins . وعلى ضوء إنتاج الكينيتين من تحلل دى اوكسى أدينوزين deoxyadenosine ، فإن الفكرة السابقة استحقت الجدارة على الرغم أن إنتاج الكينيتين مباشرة من الأحماض النووية من الصعب تصور حدوثه بسبب عدم التوافق فى الكيمياء الفراغية للسيتوكينينات المشتقة مباشرة من الأحماض النووية (صورة سس Cis form) والمشتقات السيتوكينينية الحرة (صورة ترانس trans form) . وفى هذا الشأن فلا بد لنا أن نحصل على تفاصيل ومعلومات كثيرة عن مستويات الصور المختلفة الموجودة فى الحياة (in vivo الكائن أو الخلية الحية) .

توجد عوامل كبرى عديدة تدل على أن السيتوكينينات تتفاعل مباشرة مع الأحماض النووية وهذه العوامل هى : (١) تركيب السيتوكينين الكيميائى وعلى وجه الخصوص حلقة الأدينين adenine ring وبالتالى فعاليتها (٢) وجود مركبات سسيتوكينينية ريبونيوكليوسيدات cytokinine ribonucleosides وسيتوكينينية ريبونيوكليوتيدات ribonucleotides نشطة فى الخلايا (٣) ينبه وينشط السيتوكينين تخليق كل من (RNA) والبروتين (٤) ينبه السيتوكينين نشاط إنزيمات معينة وتكوين نواتج تفاعلها (٥) وجود السيتوكينينات فى RNA فى المادة الحية in vivo (٦) وجود ارتباط بين الكينتين والأوليجونيكليوتيدات **Oligonucleotides** .

وطبقاً لبعض الأفكار الأولى التى قدمها علماء فسيولوجيا الحيوان فإن الفعل المتبادل بين الهرمونات والمادة الوراثية أو مكونات المادة الوراثية العضية تكون مصحوبة بانتقال الهرمونات من خلال المستقبلات receptors ، أما علماء النبات فلم يُثبتوا صراحةً وجود مُستقبل محدد لأى هرمون نباتى ، إلا أن السيتوكينينات وكذلك الأوكسينات والجبريلينات تؤثر بوضوح على الخواص الفيزيقية physical properties للـ DNA (43) . ولقد وجد هندرى وويذام وشبمان Hendry, Witham and Chapman (39, 126) أن الجزيئات النشطة حيوياً والتى تعمل كمنظمات للعديد من العمليات الفسيولوجية فى النباتات والحيوانات يمكنها على الأقل نظرياً أن تتفاعل مع جزء الـ « DNA المزدوج

الأحبال « "double-stranded" عن طريق الإنْدِساس البينى intercalation ، وكما أشرنا من قبل فى فصل الجبريلينات ، فإن هذه العملية تتضمن وضع مناسب فى الجزىء بين أزواج القواعد لجزىء الـ DNA المزدوج الأحبال double- stranded DNA (أنظر شكل ٢٠ - ١١) . والإنْدِساس البينى للسيتوكينين فى جزىء الـ DNA لا بد أن يتسبب فى





شكل ٢٠ - ١١ : نموذج الحشو - الفراغى CPK space- filling model CPK لاقتراح التفاعل المتبادل بين الـ DNA - والسيتوكينين . يتفاعل الزيتين مع الـ DNA بين الـ الأدينين - ثيمين (A - T) وبين أزواج قواعد الأدينين - الثيمين ـ (A-Tbase Pairs) .

Photo by F.H. Witham.

إحداث تحورات فى الوسادة (أى القالب أو الإسْتمبة) (template modification) مثل تبديلات الهيكل frame-shifts ، والقراءة الخاطئة misreading ، وكبح الجين gene repression وإزالة كبح الجين gene derepression ... وهكذا ، وهذه العمليات مهمة لميكانيكيات عملية النسخ والترجمة mechanics of transcription and translation وتلك مهمة للعديد من العمليات الفسيولوجية وعمليات التشكل الوراثية المظهرية morphogenetic process ، كذلك من المحتمل جدا ارتباط السيتوكينينات مع الـ DNA المزدوج الأحبال (مثلا تكوين معقدات عكس الشفرة anticodon والتتابع الشفرى codon sequences للحمضين النوويين mRNA و tRNA ، إلا أنه حتى اليوم لا يوجد تدعيم محدد تجريبياً يؤيد تلك التخيلات .

يوجد دليل على ارتباط السيتوكينينات مع البروتين الريبوزومى ribosomal protein ، مما يؤدى إلى اقتراح وجود مكان واحد على الأقل لفعل السيتوكينين على الريبوزوم وتأثيره على بناء البروتين ، وأيضا بناء على اعتبارات التأثيرات الملاحظة حديثاً والتى تدل على أثر الزِيَتين على تحورات الجدار الخلوى ، فمن المحتمل أن السيتوكينينات لها أماكن نشاط متعددة فى الخلايا النباتية . وأماكن النشاط فى الخلية لا بد أن تعكس reflect المعلومات الصادرة من جزىء الـ DNA .

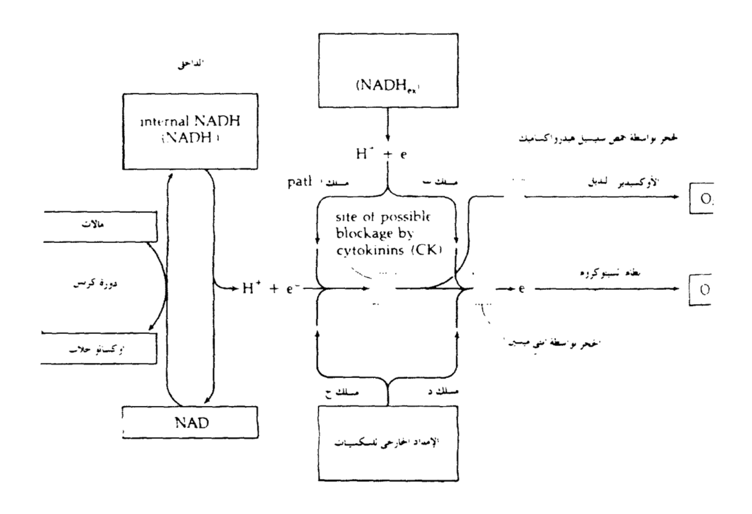
السيتوكينينات والمسلك البديل للتنفس

Cytokinins and Alternative Pathway of Respiration

اتضح من الدراسات الحديثة لميلر C.O.Miller أن السيتوكينينات [٦ - بنزيل أمينو بيورين (6- BAP) والكينيتين Kinetin ، و ٦ - أيزوبنتينيل أمينوبيورين 6-isopentenylamino purine تؤثر على تنفس الميتوكندريا mitochondria المعزولة من ستة أنواع نباتية وهى : الفاصوليا الشجيرية bush bean وفاصوليا المَنج mung bean ، وفول الصويا Soybean ، والذرة maize والبسلة peas والقمح Wheat (75) ، حيث وجد أن السيتوكينينات (٦ بنزيل - أمينوبيورين - والكينيتين) تثبط استهلاك O_2 فى الميتوكندريا إذا أُمدت بالملات malate كمادة تفاعل ، إلا أن الزيتين Zeatin والأدينين adenine لا تثبط أكسدة الملات فى الميتوكندريا ، كذلك فإن "6-BAP" يثبط أكسدة كل من NADH والسكسينات Succinate تحت ظروف معينة .

وتثبيط السيتوكينين لأكسدة السكسينات فى الميتوكندريا فى وجود أنتى ميسين - أ antimycin A يكون مشابهاً لتلك التثبيط الذى يسببه حمض سليسيل هيدروأكساميك

salicylhydroxamic acid ، ويوقف مركب أنتى ميسين أ (antimycin A) نظام نقل الإليكترون خلال نظام السيتوكروم التقليدى . ولكن حمض سليسيل هيدروأكساميك salicylhydroxamic acid معروف بأنه مثبط لمسلك التنفس البديل ، لذلك فإن الجزء من عملية التنفس الذى يُثبط بسيتوكينينات معينة فى وجود أنتى ميسين أ لا بد أن ينتمى إلى المسلك البديل . ويوضح شكل ٢٠ – ١٢ مخططاً لأثر السيتوكينين على المسلك البديل للتنفس .



شكل ٢٠ – ١٢ : التأثير المقترح لمركب ٦ بنزيل أدينين والسيتوكينينات الأخرى على المسلك البديل للتنفس الميتوكندرى mitochondrial respiration فى الفاصوليا الشجيرية bush bean ، وفاصوليا المنج mung bean ، وفول الصويا Saybean ، والذرة maize ، والبسلة pea والقمح wheat .

وعند نقطة (CK)[١] فى الشكل فإن السيتوكينينات تمنع أو تحجز[٢] block سريان تدفق الأليكترونات من الملات (flow of electrones from malate) عن طريق NADH الداخلى (NADi) . تدفق سريان الإليكترونات من NADH الذى يُمد خارجياً ($NADH_{ex}$ external supplied NADH) والسكسينات Succinate إلى نظام السيتوكروم يأخذ طريقه خلال طريقى ب و د (routes b and d) على التوالى . والسيتوكينينات (CK) لا تحجز الإليكترونات هنا ، ولكن تدفق سريان الإليكترونات إلى الأوكسيديز البديل alternative oxidase (أى المسلك البديل alternative pathway) من NADH الذى يُمد خارجياً ($NADH_{ex}$) والسكسينات لا بد أن يكون خلال طريقى أ و جـ (routes a and c) على التوالى ، ولا بد أن يُحجز بالسيتوكينينات أو سليسيل هيدرأوكساميد salicylhydroxamide .

وبالرغم من أن الملاحظات التى قدمها ميلر Miller تثير الاهتمام بالنسبة لأثر السيتوكينين على المسلك البديل ، لكنه يوجد شك فيما إذا كانت هذه التأثيرات ذات أهمية فسيولوجية . وكما أشار ميلر Miller فى أنه لكى يُثبط تنفس الميتوكندريا فإن استخدام السيتوكينينات النشطة بتركيزات أعلى عن تلك اللازمة لإظهار الأثر الهرمونى ، أى أن التركيزات تكون أعلى من مدى المجال المطلوب للتأثيرات العقاقيرية pharmacological effects كذلك فالزيتين Zeatin وهو السيتوكينين الطبيعى ذو الانتشار الواسع ليس مثبطاً فعالاً لأكسدة المواد وسريان تدفق الإليكترونات عن طريق المسلك البديل . وهذا التناقض فى فعالية هذا الهرمون الطبيعى (الزيتين) ممكن أن يعكس reflect قابلية مقدرة الخلية على التحكم فى تراكم هذا الهرمون . ويشكل تأثير بعض السيتوكينينات على التنفس الأسس لمزيد من الأبحاث المُتعَمقة والتى يمكن أن تمدنا بالإجابات عن تأثيرات السيتوكينينات عن الأوجه المختلفة للأيض الخلوى .

التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين Physiological Effects of Ethylene

لقد عرف العلماء منذ زمن قريب أن الإيثيلين يؤثر على العمليات الفسيولوجية المختلفة فى النباتات – ابتداءًا من الإنبات وحتى نضج الثمار . وقد أدرك المزارعون

---

(١) اختصار كلمة Cytokinins .

(٢) تعمل بعض الكيماويات كسدود أو حواجز أو موانع لسير تسلسل العمليات الأيضية المتابعة وقد أفادت تلك المركبات فى معرفة تتبع وسير العديد من العمليات الأيضية وبالتالى رسم خرائط هذا التسلسل .

القدماء أن هذا الغاز لا بد أن يشجع إنضاج ثمار مختلف أشجار الفاكهة . والتفاحة المتجاوزة النضج overripe ، والتى قد تسمى بالتفاحة الرديئة bad (أى التالفة) فى البرميل barrel[١] تشجع تجاوز نضج التفاح الآخر المجاور لها من خلال إنتاج الإيثيلين ethylene . والإيثيلين بمعنى آخر ينبه ويشجع إنزيمات التحلل degradation enzymes ، وتفكك الخلايا cell loosing ، وتفاعلات إنضاج فسيولوجية أخرى .

كانت الدراسات الفسيولوجية لنضج الثمار – وظهور طرق التحليل الكروماتوجراف الغازى gas chromatograph الفضل الأول في اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كهرمون نباتى هام . وبعض العمليات الفسيولوجية التى تتأثر بالإيثيلين هى : إنطلاق وتحرر البذور releas of seeds ، وسكون البراعم bud dormancy ، وشحوب البادرات الظلامى seedling etiolation ، ونمو البادرات seedling growth ، ونمو الساق stem growth وإنشائية الزهرة والثمرة flower and fruit initiation ، ونمو وإنضاجية الثمرة fruit growth and ripening ، وتشجيع تساقط كل من الأوراق والأزهار والثمار promotion of leaf, flower and fruit abscission .

بالتأكيد فإن الإيثيلين يختلف تماما فى الخواص الطبيعية عن الهرمونات النباتية الأخرى ، فعلى درجات الحرارة العادية الطبيعية الملائمة ، والمناسبة للعمليات الفسيولوجية ، يكون الإيثيلين على الصورة الغازية ، وبالتأكيد فإن تركيبه يكون بسيطاً ($CH_2 = CH_2$) . ولكنه يشبه الهرمونات النباتية الأخرى من حيث أن الكميات الدقيقة (minute) منه تنتج فى الأنسجة النباتية السليمة وتسبب تغيرات جوهرية مثيرة dramatic changes[٢] فى العمليات النباتية . اختلاف آخر بينه وبين الهرمونات النباتية ألا وهو أنه ينتشر خارجاً من الأنسجة النباتية بسرعة[٣] . ويبدو من المحتمل أن العديد من التأثيرات التى قد تنسب إلى الأوكسين بمفرده تحدث فى الواقع بتأثير الإيثيلين سواء أكان هذا التأثير بفعل الإيثيلين بمفرده أو بالتعاون مع الأوكسينات . هذا بالإضافة إلى أن الإيثيلين يحدث فى المادة الحية in vivo بالتجريح wounding ، وبالاحتكاك (أى الفَرْك rubbing ، وبالتشعيع radiation) وبعض الكيمياويات التى تتضمن الأوكسينات .

(١) يبدو أن هذا مثل شعبى دارج فى الولايات المتحدة وهو يشابه المثل العامى فى مصر وهو الثمرة العَطِبَة تُعْطِب غيرها والمقصود هنا ليس الثمار فى المثل العامى فى مصر ولكن المقصود به أن أى تالف يُتلف غيره .

(٢) كلمة dramatic تعنى « درامى » أى المثير للعواطف ، إلا أن معناها هنا المثيرة نتيجة للتغيرات الجوهرية التى تحدث فى العمليات الفسيولوجية .

(٣) بالطبع لأنه على الصورة الغازية كما أنه أسهل انتشاراً داخل الأنسجة النباتية فى حالة إضافته صناعياً ، خاصة فى حالة إنضاج كثير من ثمار الفاكهة صناعياً بعد قطفها بالتخزين خاصة تلك الثمار التى لا تنضج على النبات .

إنضاج الثمار Fruit Ripening (أى التسوية)[1]

تعانى معظم الثمار من ارتفاع حاد فى معدل التنفس ، ثم ما يلبث أن يهبط بالقرب من نهاية الإنضاج (التسوية) . وقد أطلق كيد و وست Kidd and West (44) على هذه الظاهرة إصطلاح « طور حدة الارتفاع التنفسى الإنضاجى الحرج » "Climacteric rise" وذلك فى عام ١٩٣٠ م عندما نشرا أبحاثهما عن طُرز السلوك التنفسى أثناء تخزين ثمار التفاح ، واختصر الاصطلاح إلى « الطور التنفسى الإنضاجى الحرج » "Climacteric"[2] [طور الإنضاج الحرج] وأصبح هذا الاصطلاح شائعاً دولياً ، وهذا « الطور الإنضاجى الحرج » يعمل كدافع أو محرك فى الدخول وتقدم تلك التحولات التى تُسرع من تحول الثمرة من حالة عدم النضج إلى حالة النضج (الصلاحية للأكل edible) .

لوحظ قبل اكتشاف والتعرف على الإيثيلين كناتج طبيعى من النباتات مع شيء من الدهشة أن الثمار الناضجة ينبعث منها « مواد طيارة »[3] "Volatile substances" تعمل على إسراع إنضاج ثمار أخرى مجاورة لها وقد عرفت هذه المادة بأنها الإيثيلين ، والذى تم اكتشافه بكميات صغيرة فى كل الثمار التى تم إختبارها . وأظهرت القياسات التى أُجريت على أنسجة الثمار أثناء نضجها أن كمية الإيثيلين تكون صغيرة جدا فى جميع الأوقات ولكن هذه الكمية تزيد أكثر من مائة مرة قبل « طور الإنضاج الحرج » مباشرة أو أثناءه . ولقد وُجد أن الظروف التى تبطىء أو تُعيق النضج مثل درجات حرارة التخزين المنخفضة تُعيق أيضا إنتاج الإيثيلين . وفى النهاية فإن إضافة الإيثيلين للثمار الغير ناضجة سوف يؤدى إلى ظهور « طور الإنضاج الحرج » ويسرع من عملية الإنضاج . وهكذا أصبح من الثابت أن الإيثيلين يعتبر هرمون إنضاج الثمار الحقيقى true fruit ripening hormone .

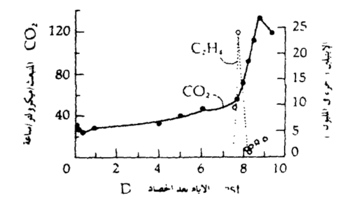
---

(١) يجب أن نفرق بين كلمة friut ripening أى الوصول بالثمرة إلى حالة التسوية والنضج وبين كلمة mature أى اكتمال النمو الناضج .

(٢) كلمة climacteric تعنى الفترة الحرجة من سن الإنسان الذى يقع ما بين ٤٥ إلى ٦٠ سنة والتى تبدأ فيها القوى الحيوية فى الانخفاض والهبوط – وقد يعبر عنها أيضاً بسن اليأس عند السيدات – وقد اتخذ هذا الاصطلاح فى العديد من العلوم البيولوجية الأخرى للدلالة على أطوار معينة يمر بها الكائن الحى لذلك فقد ارتأينا أن نعبر عنه عربياً فى حالتنا هذه ، بطور الإنضاج الحرج ، والذى ينتهى بالشيخوخة أو يُعجل بها وذلك للتمييز بينه وبين ما يطلق على حالات أخرى فى العلوم البيولوجية .

(٣) يمكن إدراك تلك المواد الطيارة من الرائحة المنبعثة من ثمار الفاكهة فى مخازن الإنضاج ، وأيضاً من ثمار الفاكهة الموضوعة فى أماكن مغلقة وذلك بحاسة الشم .

فى بعض الثمار يتوازى إنتاج الإيثيلين مع الزيادة فى التنفس خلال « طور الإنضاج الحرج » ، وفى بعض الثمار الأخرى يزداد إنتاج الإيثيلين فى بداية « طور الإنضاج الحرج » ، ثم يتناقص كلما اقترب معدل التنفس من الذروة (peak) (أنظر شكل ٢٠ - ١٣) . وتدفق (gush) الإيثيلين الذى يحدث فى أنسجة الثمرة والذى لا يبدو ببساطة أنه إحدى نواتج « طور الإنضاج الحرج » ولكنه بالأحرى يعمل كدافع ومحرك لعوامل أخرى والتى تُبْدأ فى إنشاء عملية الإنضاج . ويجب أن نفهم ونُدرك أن عملية إنضاج الثمار عملية ديناميكية نشطة Dinamic active process تتضمن : (١) تحلل المواد المخزنة hydrolysis of stored materials (٢) « التّليين » أو « التطرية » من خلال التغيرات الإنزيمية للمواد البكتينية softening through enzymatic chanages of pectic substances ، (٣) التغيرات الصبغية Changes in pigmentation ، (٤) التغيرات فى مكونات النكهة changes in flavor components (٥) التغيرات الجوهرية المثيرة فى التنفس dramatic changes in respiration (٦) حدوث تفاعلات كميوحيوية أخرى . ونحن لا نعرف حتى الآن كيف يحفز الإيثيلين الإنضاج ، إلا أنه توجد حالياً نظريتان لشرح التغيرات الأيضية التى تحدث أثناء النضج ، وفى كلتا النظريتين لا بد أن يلعب الإيثيلين دوراً بارزاً .



شكل ٢٠ - ١٣ : العلاقة بين إنتاج الإيثيلين والتنفس خلال طور حدة الإنضاج الحرج .

وقد حاول الباحثون الأوائل أن يفسروا « طور الإنضاج الحرج » Climacteric على أساس أنه تعبير عن التغير فى ثبات التنظيم العضوى change in organization resistance ، أى التغير فى نفاذية النسيج tissue permeability – وهذا يعنى التغير فى خواص نفاذية الأغشية التى تفصل إنزيمات معينة عن مواد تفاعلها ، حيث يحدث هذا التغير خلال « طور الإنضاج الحرج » وهذا بدوره يؤثر على التنفس وعمليات أيضية أخرى . وأدت الدراسات الحديثة للتغيرات فى نفاذية الأغشية إلى إحياء هذه النظرية . فقد وجد ساكر Sacher (102) ، على سبيل المثال ، أن زيادة تسرب ونضح الذائبات فى نسيج الموز تسبق بداية « طور الإنضاج الحرج » بحوالى ٤٤ ساعة ، وتحدث النفاذية العظمى للأغشية عند ذروة التنفس . كذلك وجد ينج وبيل Young and Biale (131) من دراساتهما على امتصاص الفسفور المشع ^{32}P فى أقراص ثمار الزبدية avocado pear[١] أن طور الإنضاج الحرج » يبدأ بعد حدوث تغيرات فى خواص الأغشية الخلوية . ولا بد أن نعلم بالتالى أن الإيثيلين قد وُجد أنه يسبب زيادة فى نفاذية الأنسجة (58, 121) ، إلا أن تأثير الإيثيلين على نفاذية الأغشية ربما يكون تأثيراً غير مباشر . فقد رأى ماياك و هيليفى Mayak (65) and Helevy أن الإضافة الخارجية للإيثيلين exogenous applications على بتلات الورد قد سببت زيادة نشاط حمض الأبسيسيك (ABA) هذا وقد أوضح جلينكا Glinka (30) أن حمض الأبسيسيك (ABA) قد غَيَّر خواص نفاذية أغشية خلايا جذور عباد الشمس .

أما النظرية الثانية ، فتعتمد فى جوهرها على استحالة تكوين الإنزيمات (enzymes formation) ، وتلقت هذه النظرية دعمها من الدراسات التى أظهرت أن زيادة محتوى البروتين يصاحب ويلازم « طور الإنضاج الحرج » (25, 41) ، فقد تتكون إنزيمات جديدة تختص بعملية الإنضاج "new- ripening enzymes" ويترتب على نشاط هذه الإنزيمات تغيرات فى العمليات الأيضية المختلفة والتى تحدث أثناء وبعد « طور الإنضاج الحرج » . وقد أثبت فرنكل وكلين وديلى Frankel, Klein and Dilley (25) أن إنضاج الثمار يمكن أن يُعاق وذلك بإيقاف تخليق البروتين بمركب سيكلوهيكسيميد cycloheximide عند استعماله فى المرحلة المبكرة لطور الإنضاج الحرج . وتشجيع بناء

---

(١) الإسم العلمى لجنس هذا النبات هو Persea وهو يتبع عائلة Lauraceae – ثمار هذا النبات تحتوى على نسبة عالية من الدهون وهى تستخدم فى السلاطة والثمار لا تنضج على النبات وتعتبر الثمار مادة علمية جيدة فى الدراسات الإنضاج ثمرية من جهة وهى من المصادر الجيدة للميتوكندريا المعزولة لذلك فهى مادة علمية جيدة فى دراسات التنفس بصفة عامة .

البروتين باستخدام الإيثيلين قد ظهرت فى العديد من الأنواع النباتية المختلفة (17, 98, 123) . هذا بالإضافة إلى أن تخليق الإيثيلين يحتاج إلى تخليق البروتين خاصة فى المرحلة المبكرة « لطور الإنضاج الحرج » ، ومع ذلك فنحن لا نعرف ما إذا كان الإيثيلين عندما يكون فى عمله يشجع تكوين بروتين جديد (أى إنزيمات جديدة مثلا) أم لا ؟ ولا بد من إجراء المزيد من الأبحاث لمعرفة طبيعة استقبال الإيثيلين ethylene reception وعمله فى الخلايا النباتية .

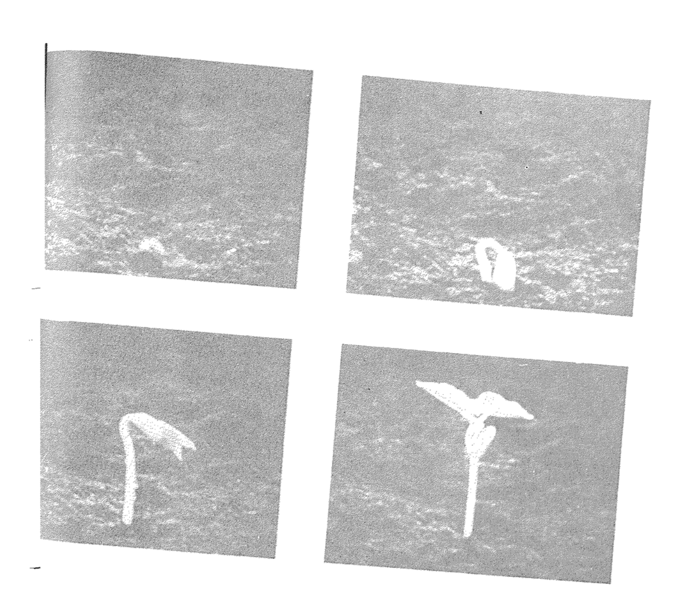
نمو وانبثاق البادرات Seedling Growth and Emergence

أثناء عملية الإنبات فإن كلاً من الجذير radicle والقمة الخضرية shoot tip ربما تُحمى بأنسجة معينة متخصصة . وفى ذوات الفلقة الواحدة فإن غمد الريشة coleoptile وغمد الجذير coleorhiza تُمثلا أنسجة حماية للسويقة الجنينية العليا وقمة الجذير على التوالى . ولكن فى ذوات الفلقتين فإن أسلوب نمو البادرة فى التربة أثناء إنبثاقها وبذوغها يكون مهماً على وجه الخصوص كأسلوب حماية لأجزاء النمو الرهيفة للبادرة النامية . وأحد أساليب نمو البادرة ، والمميز لبادرات الفاصوليا على سبيل المثال ، هو الإنبات الهوائى (epigean germination) حيث تظهر الفلقات فوق سطح التربة مع القمة الخضرية النامية ، وذلك نتيجة لاستطالة السويقة الجنينية السفلى hypocotyl وتكوين الخطاف المُنْعقف للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook (أنظر شكل ٢٠ - ١٤) وعندما تستطيل السويقة الجنينية السفلى فإن القمة الخضرية والفلقات تكون محمية وتسحب إلى أعلى خلال التربة ، وعندما يظهر ويبزغ الخطاف المنعقف للسويقة الجنينية السفلى ويتعرض للضوء فتستقيم السويقة وتنمو بعد ذلك بتناسق وذلك كنتيجة لاستقامة الخطاف المنعقف بفعل الضوء .

وأنواع أخرى معينة من ذوات الفلقتين تتميز بالإنبات الأرضى hypogean germination ، وفيه تظل الفلقات تحت سطح التربة ولا تستطيل السويقة الجنينية السفلى ، وفى هذه الحالة تتقوس الريشة (arched plumule) وتستطيل السويقة الجنينية العليا epicotyl وتحمى القمة الحساسة وذلك كلما اندفع قوس السويقة الجنينية العليا إلى أعلى خلال حبيبات التربة[١] . وعندما يصل قوس السويقة الجنينية العليا إلى سطح التربة

---

(١) حيث يتحمل قوس السويقة الجنينية العليا عبء الاحتكاك بالتربة وإزاحة حبيبات التربة من أمام الريشة الرهيفة .



شكل ٢٠ - ١٤ : الإنبات الهوائى نمو بادرة الفاصوليا (Phaseolus vulgaris) يوضح خطاف السويقة الجنينية السفلى الْعُقَيْفى والنمو المتناظر فوق سطح التربة .

مهداه من : Nickerson-Zwaan B.V., Barendrecht, the Netherlands.

فيستقيم هذا القوس بفعل الضوء[١] .

وخلال نمو بادرات ذوات الفلقتين فإن الإيثيلين ينتج إما فى الريشة وقوس الريشة (فى حالة الإنبات الأرضى) ، أو ينتج من منطقة السويقة الجنينية السفلى (فى حالة

(١) بالطبع يكون نمو قوس السويقة الجنينية السفلى فى بادىء الأمر غير متناسق بمعنى أن معدل النمو فى السطح المقعر السفلى يكون أسرع من النمو فى السطح المقعر العلوى من السويقة مما يؤدى إلى استقامة السويقة أفقياً حيث يصبح النمو متناسقاً على جميع جوانب السويقة وبمعدل واحد متزن كل ذلك يحدث بمجرد بذوغها من سطح التربة .

الإنبات الهوائى) . ومكان الإنتاج الخاص بالإيثيلين يكون مسئولاً عن تنشئة وتكوين واستمرارية أى من قوس الريشة plumular arch أو الخطاف العُقيفى للسويقة الجنينية السفلى hypocotyl hook تبعاً لطريقة الإنبات.وأثناء إنماء البادرة الشاحبة ظلامياً etulated seedlings داخل التربة فإن الإيثيلين يثبط نمو منطقة الخطاف العُقيفى للسويقة الجنينية العليا أو منطقة قوس السويقة الجنينية السفلى . وعندما يظهر ويبرز خطاف السويقة الجنينية السفلى أو قوس الريشة فوق سطح التربة فإن الضوء (الضوء الأبيض أو الأحمر الذى طوله ٦٦٠ نانوميتر) يسبب انخفاضاً ملحوظاً فى تخليق الإيثيلين ويسمح للخطاف العقيفى أو قوس الريشة أن تستقيم ويصير النمو متناظراً على جميع الجوانب بعد أن تستقيم . وكذلك فقد وجد تجريبياً فى البادرات النامية أن الضوء الأحمر (٦٦٠ نانوميتر) يشجع إستقامة الخطاف العقيفى للسويقة الجنينية السفلى وإستقامة قوس الريشة ، إلا أن الضوء الأحمر البعيد far- red light (٧٣٠ نانوميتر) يضاد ويعكس أثر الضوء الأحمر . وهكذا فإن التعبيرات المورفولوجية التركيب تكوينية الوراثية morphogenetic expression (انبساط الريشة أو السويقة الجنينية السفلى للبادرات) ينظمها مستويات الإيثيلين المنتج فيها . ومن الجدير بالذكر أن الأنسجة الخضراء للبادرات لا تكون حساسة للإيثيلين مثل نظائرها الشاحبة ظلامياً .

تساقط الأوراق Leaf Abscission

تساقط الأوراق ما هى إلا عملية ديناميكية (dynamic process) لها مدلولاتها الوظيفية من خلال إحلال الأوراق خلال الدورة الخضرية (vegetative cycle) للنبات وكجزء من العملية الميكانيكية لمقاومة برودة الشتاء القارص overwintering (أى التقسية الشتوية winter hardening) وذلك للأشجار متساقطة الأوراق . وتتم عملية سقوط الورقة من خلال تكوين طبقات من الخلايا البرانشيمية تكون فى العادة عند قاعدة العنق الورق . وتوجد بمنطقة الإنفصال خلايا ذات حجم أصغر من العناصر الوعائية والألياف مما يؤكد حقيقة أن هذه المنطقة تكون أضعف من المناطق المحيطة بها .

وأثناء إنماء واكتمال نمو (maturation) الأوراق ، فربما ينتج النصل الأوكسين الذى يتدفق منه إلى منطقة الانفصال abscission area حيث يمنع تكوين طبقة الانفصال abscission layer ، إلا أنه عند نقطة ما يبتدأ فى تكوين طبقة الانفصال . وتتصف الطبيعة الديناميكية الوظيفية لتكوين طبقة الانفصال بزيادة تخليق الإنزيمات المُحورة للجدار الخلوى -cell wall modifying enzymes وكذلك زيادة تخليق البروتينات الأخرى مع زيادة فى التنفس ، هذا

بالإضافة إلى قلة حساسية الخلايا المُسنة aging cells إلى التأثيرات المثبطة للأوكسين ، وعلى النقيض من ذلك فإن تلك الخلايا تصبح حساسة وتستجيب للإيثيلين الذى يسرع من الشيخوخة وتكوين طبقة الانفصال . ومع بداية عملية التساقط فإن إضافة الأوكسينات خارجياً تسرع أيضاً من عملية التساقط ، وهذا التأثير يرجع إلى أن الأوكسين ينبه ويشجع التخليق الحيوى للإيثيلين . وبمجرد أن يتركز الإيثيلين فى خلايا منطقة الانفصال ، فإنه يشجع وينبه إنتاج إنزيم السليوليز cellulase الذى يحلل السليولوز cellulose ويسبب تقطيع وتمزيق الجدار الخلوى cell wall disruption وبالتالى تنفصل الخلايا ، وتعمل القوى الميكانيكية مثل الريح على إتمام عملية إنفصال وتساقط الأوراق .

الاستجابيات الأخرى Other Responses

بعض التأثيرات الأخرى الإضافية للإيثيلين على نمو النبات تشمل : تثبيط استطالة الجذور والسوق والأوراق – وتشجيع وتنبيه تكوين الجذور العرضية (adventitious roots) على السيقان – وتثبيط ظاهرة الانتحاء الأرضى geotropism فى البسلة – وتثبيط التزهير – وتثبيط الحركة التأثيرية (الإيقاعية) العليا epinasty .

والإيثيلين مثبط قوى لنمو السيقان والجذور ، ومن المعروف أن التأثير المثبط للتركيزات العالية من الأوكسينات يكون بالكامل نتيجة لتنبيه الأوكسين لتخليق الإيثيلين ، وفى الواقع فإن قِطَعْ الجذور المحضنة مع الأوكسين تُخلق الإيثيلين . وعلى الرغم من أن الإيثيلين يثبط نمو الجذور إلا أن العلماء لا يعتقدون أن الإيثيلين هو المادة الوحيدة المثبطة والمشتركة فى الانتحاء الأرضى للجذور . وكما أشرنا سابقاً (إرجع إلى الأوكسين والانتحاء الأرضى) ، فإن هناك دلائل كثيرة تدل على أن حمض الأبسيسيك abscisic acid هو أحد المثبطات التى تنتج فى القلنسوة root cap والتى تهاجر جانبياً migrates laterally وتثبط النمو .

والإيثيلين مثبط فعال فى نمو البراعم ومن هذه الوجهة فربما يكون له تأثير مُتحكم فى السيادة القمية . ويبدو أن الإيثيلين يكون سائداً فى وجوده فى الأنسجة المرستيمية حيث يُنتج الأوكسين فى هذه الأنسجة . وفى النباتات الضوء إنمائية الناضجة [1] mature light-

---

(١) بالطبع جميع النباتات الخضراء هى نباتات ضوء إنمائية إلا أن المقصود بها هنا هى تلك النباتات التى تحتاج إلى ضوء الشمس الساطع وليست نباتات الظل والتى لها احتياجات ضوئية أقل من ضوء الشمس الساطع .

grown plants يبدو أن نمو البراعم الجانبية يُعاق بفعل إندول حمض الخليك فى إنتاج الإيثيلين فى مناطق العقد nodal regions وذلك كنتيجة لانتقال الأوكسين إلى هذه المناطق من البرعم الطرفى وأنصال الأوراق .

وقد عرفنا من قبل أن السيتوكينينات يمكنها أن تتغلب على التأثير المثبط للـ IAA على نمو البراعم الجانبية . وأظهرت دراسات بورج وبورج (12) Burg & Burg أن تثبيط نمو البراعم الجانبية بالإيثيلين أو الأوكسين يتم التغلب عليها بالكامل بالكينتين . أما الدراسات الأخرى فقد أظهرت أن نمو البراعم الجانبية يمكن أن يحدث جزئياً على نباتات البسلة الكاملة عند وضعها فى جو يحتوى على ٥٪ CO_2 (112) ، حيث يعتبر ثانى أكسيد الكربون مثبط تنافسى (competitive inhibitor) للإيثيلين .

ويتميز تثبيط استطالة الجذور والسيقان بالانتفاخات الجانبية (lateral swelling) وخاصة فى المناطق العادية للاستطالة . ومن الثابت بعض الشيء عن هذه التأثيرات تلك الحقيقة فى أن سيقان البسلة الشاحبة ظلامياً فى وجود الإيثيلين فلا تُبدى أو تُظهر استجابة للجاذبية gravity ، ونتيجة لذلك فإنها تنمو بطريقة غير مستجيبة لإنتحاء الجاذبية ageotropic (أى غير حساسة أو غير مستجيبة للجاذبية) . ونحن نستطيع أن نُفسر ذلك التأثير للإيثيلين بأنه يعمل كحاجز blocking للتحرك الطبيعى للأوكسينات والذى يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية ، فقد لاحظ الباحثون أن قطاعات ساق البسلة النامية فى محاليل مخففة من الأوكسين عادة ما تُظهر تقوساً ملحوظاً يساوى ٤٠° أو أكثر . وكما لا بد أن نتوقع فإن تقوس القطاعات يرجع للتوزيع غير المتناظر للأوكسين . قطاعات ساق البسلة المُحضنة incubated على جانبها فى محلول ^{14}C -IAA أظهرت تناسباً لتوزيع ^{14}C من الجانب السفلى إلى الجانب العلوى يعادل ٧٢ : ٢٨ ، إلا أن هذه النسبة تصير ٥٥ : ٤٥ لو اشتملت التجربة على الإيثيلين (11) ، وعلى هذا الأساس ، ففى قطاعات ساق البسلة على الأقل فإن التحرك الجانبى للأوكسين الذى يحدث كاستجابة للجاذبية الأرضية قد حجز بالكامل بالإيثيلين . وقد لاحظ الباحثون عدم وجود تأثير ذاتى ومباشر للإيثيلين على الانتقال الطولى للأوكسين ، إلا أن التعريض الطويل للإيثيلين يثبط الانتقال الطولى للأوكسين .

وقد وجد عدد من الباحثين أن التركيزات المنخفضة من الـ IAA وأوكسينات أخرى تسبب تكوين الإيثيلين فى الجذور والسيقان والأوراق والأزهار والثمار لجميع النباتات التى اختبرت ، وعلى ذلك فإن معظم التأثيرات المثبطة لتركيزات الأوكسين المرتفعة ترجع إلى الكميات الزائدة للإيثيلين الذى يتكون .

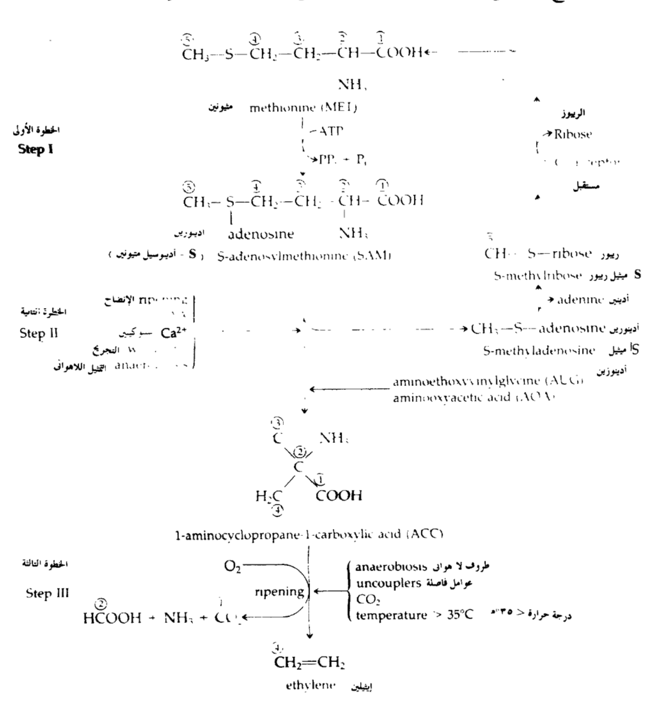
تعريض الورقة للإيثيلين يشجع النمو المتفاوت والمتباين differential growth ، مع زيادة سرعة النمو على الجانب العلوى ، ويمكننا أن نلاحظ هذا النمو كانتفاخات جانبية للخلايا عند قاعدة العنق والعرق الوسطى midvein ، وهذه الظاهرة تعرف بالحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinasty والتى تسبب انحناء الأوراق إلى أسفل ، ويسبب الأوكسين نفس التأثير وذلك من خلال تشجيع الأوكسين فى تخليق الإيثيلين فى المادة الحية in vivo . وفيما يختص بتأثير الأوكسين كمبيدات الحشائش الأوكسينية الفينوكسية لحمض الخليك phenoxy acetic acids عادة ما تحفز الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية فى النباتات المرشوشة عرضاً أو ما تذرفه الرياح المحملة ببقايا الأوكسين إلى الصوب الزجاجية أو الحقل . وتحت الظروف العادية (التركيزات الفسيولوجية) فإن الإيثيلين يكون مهماً فى تنظيم زاوية الأوراق العادية عن طريق التحكم فى التوازن بين استجابيات الحركة التأثيرية الإنمائية العلوية epinastic والحركة التأثيرية الإنمائية السفلية hyponastic (نمو الجانب السفلى) .

ويثبط الإيثيلين الإزهار فى معظم النباتات ، إلا أن الأناناس pineapple هو الإستثناء المشهور فى هذا الشأن . وفى الحقيقة فإن الأوكسين المضاف خارجياً قد استعمل لتنبيه إنتاج الإيثيلين وتشجيع إزهار الأناناس . كما استعملت المادة التجارية « إثريل » "ethrel" لدراسة أثر الإيثيلين على الإزهار ، حيث يتحرر الإيثيلين من هذه المادة الكيميائية . ويتوقع العلماء أن مثل هذه الكيماويات التى تطلق الهرمون النباتى phytohormone- releasing chemicals أو « مولدات » «precursers» الإيثيلين فى التخليق الحيوى فى النباتات سوف يكون لها استخدامات تطبيقية تجارية واسعة فى المستقبل فى تنظيم نمو النبات .

التمثيل الحيوى للإيثيلين Ethylene Biosynthesis

كان ليبرمان ومابسون وكوبنشى وواردال *Lieberman, Mapson, Kupnishi and Wardale (56)* أول من اقترحوا أن الحمض الأمينى المثيونين methionine المحتوى على الكبريت هو المُنشىء الأولى الطبيعى (primary natural precursor)للإيثيلين فى النباتات . ويعتبر يانج وكو وبرات *Yang,Ku, and Pratt (130)* أول من لاحظوا تحت ظروف نظام نموذجى model system أن الإيثيلين يمكن أن يتكون من المثيونين وقد أعلنوا ذلك عام ١٩٦٦ ، وأظهرت الأبحاث بعد ذلك بسرعة أن معاملة الثمار والأنسجة الخضرية بالمثيونين يسرع من إنتاج الإيثيلين *(13, 56)* ، هذا بالإضافة إلى أن يانج Yang (128) أثبت

باستعمال المثيونين المميز ذرياً labeled methionine (الموسوم) أن ذرتى الكربون الثالثة والرابعة الخاصة بالمثيونين هما المكونتين للكربون فى الإيثيلين . وتجمعت أدلة كثيرة الآن تثبت أن المثيونين هو المُنشىء الأولى والمولد للإيثيلين فى العديد من النباتات الراقية (129) ويوضح (شكل ٢٠ – ١٥) مسلك التمثيل الحيوى لتكوين الإيثيلين من المثيونين



شكل ٢٠ – ١٥ : التمثيل الحيوى للإيثيلين .

Data courtesy S.F. Yang.

وأهم الصفات المميزة للتمثيل الحيوى للإيثيلين كما هو مبين فى (شكل ٢٠ – ١٥) أن ذرة الكربون الأولى للمثيونين تتصاعد على صورة CO_2 والتى تتحرر مع NH_3 أما ذرة الكربون الثانية فتتحول إلى حمض الفورميك formic acid ، أما ذرتا الكربون الثالثة والرابعة فتُمنحان للإيثيلين كما أثبت ذلك بورج وكلاجت Burg and Clagett (13) فى عام ١٩٦٧ م ثم أخيراً بواسطة يانج Yang (128) ، والكبريت المتبقى يعاد مرة أخرى إلى دورة إنتاج المثيونين .

وأهم الملامح فى هذا المسلك الموضح فى (شكل ٢٠ – ١٥) يمكن إيضاحه فيما يأتى :

الخطوة الأولى : تحويل المثيونين methionine (MET) إلى S – أدينوزيل مثيونين S-adenosylmethionine (SAM) ويحتاج ذلك إلى ATP الذى يعطى بيروفسفات pyrophosphate والفسفور غير العضوى (Pi) .

الخطوة الثانية : يتحول (SAM) إلى ١ – أمينو سيكلوبروبان – ١ – حمض الكربوكسيلك 1- aminocyclopropane -1.- carboxylic acid أو (ACC) وهذا التفاعل يحفزه إنزيم تخليق الـ ACC (ACC synthetase) وهذا على الأقل فى أنسجة ثمار الطماطم (129) ، وهذا الإنزيم يتحكم فى معدل تكوين الإيثيلين ، وتنظم بعض الكيماويات نشاط هذا الإنزيم أو مستواه والتى تشمل الـ IAA ، وكذلك بالجروح وفى وجود أو غياب الأوكسجين (حيث ينقص مستوى الإنزيم تحت الظروف اللا هوائية) وكذلك بعض العوامل (من المحتمل هرمونات نباتية) الخاصة بعملية الإنضاج (التسوية) . وبمعنى أكثر دقة بميكانيكية ما مجهولة حالياً ، فإن كل العوامل السابقة الذكر تعمل بطريق مباشر على حث الإنزيم وبهذه الطريقة تتحكم فى معدل تكوين إنزيم ACC synthetase'' وبالتالى تتحكم فى إنتاج الإيثيلين . والنقطة الهامة التى يجب التأكيد عليها هى أن الـ IAA ينبه إنتاج الإيثيلين وذلك من خلال فعله الأساسى على حث إنزيم ''ACC synthetase'' (129) ، تلك الحقيقة هامة لتفهم الفعل والعمل الهرمونى على ضوء المعلومات الوراثية genetic information ، وفضلاً عن ذلك فإن الهرمونات النباتية المحثة للإنزيمات لا بد أن تتفاعل كيمائياً مع الأحماض النووية . وكما هو موضح فى (شكل ٢٠ – ١٥) فإن الخطوة الثانية ممكن أن تُثبط أيضاً بالمواد التى تثبط الإنزيم مثل الأمينو إيثوكسى فينيل جليسين aminoethoxyvinylglysine (AVG) والأمينو أوكسى حمض الخليك aminooxyacetic acid (AOA) . كذلك فإن أحد الملامح الهامة الأخرى فى الخطوة

الثانية هى إعادة دخول الكبريت فى تمثيل وبناء مثيونين جديد (129) . فى هذا المسلك يوجد مركب « S – ميثيل أدينوزين » "S- methyl adenosine" والذى يؤدى إلى تكوين « S – ميثيل ريبوز » "S- methyl ribose" ، وبالتالى يؤدى إلى تكوين المثيونين وهذه الخطوة الأخيرة لم توضح فى الشكل (٢٠ – ١٥) .

الخطوة الثالثة : ويحدث فيها تحول (ACC) إلى الإيثيلين ويترتب على ذلك إنتاج CO_2 ، والأمونيا وحمض الفورميك (formic) وتنشأ المركبات الكربونية (فيما عدا الإيثيلين) من ذرتى الكربون الأولى والثانية الخاصة بالمثيونين ، أما كربون الإيثيلين فيأتى من ذرتى الكربون الثالثة والرابعة للمثيونين . والعوامل التى تؤثر فى هذا التفاعل هى العوامل التى تشجع الإنضاج (تسوية الثمار) ، والمستوى العالى المثبط من CO_2 ، بالإضافة إلى أن التفاعل يُثبط بالمستويات العالية من CO_2 ودرجات الحرارة الأعلى من ٣٥° م والعوامل الفاصلة uncouplers والتى تفصل الفسفرة التأكسدية عن إنتقال الإلكترون مثل الداى نيترو فينول dinitrophenol (DNP) .

ولقد أشار يانج Yang (129) أن فهم هذا المسلك مع ميكانيكية أو آلية تكوين الإنزيمات فى الأنسجة النباتية سوف يؤدى إلى التحكم الناجح والمفيد فى العمليات الفسيولوجية الضارة لمرحلة « ما بعد الحصاد » "post- harvest" ويؤدى كذلك إلى التحكم فى إحداث التشكل المورفولوجى الوراثى morphogenetic events المتأثرة بالهرمونات النباتية .

حمض الأبسيسيك Abscisic Acid

فى عام ١٩٦٤ عزل كل من ليو وكارنز Liu and Carns (57) مادة على صورة بلورية من ثمار القطن الناضجة (لوز القطن) ، هذه المادة شجعت تساقط أعناق أوراق القطن المنزوعة الأنصال ، ولم يحدد تركيب المركب المعزول وسمى أبسيسين (١) abscisin I[1] وقد أدى اكتشافه إلى اكتشاف مادة مشابهة عزلها أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (89) من ثمار القطن الحديثة العمر وسموها أبسيسين (٢) abscisin II[1] . وأدى التحليل الكيميائى

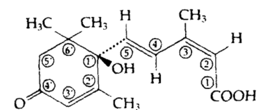
---

(١) بالطبع أستمد هذا الاسم من فعل المادة على التساقط ، فإذا شئنا أن نعربها فيمكن أن نقول المُسقط (١) أو (٢) .

الجزئ لأبسيسين (٢) فى ذلك الوقت إلى معرفة أنه مركب من خمسة عشرة ذرة كربون .

وأثناء اكتشاف أبسيسين (٢) نشر إيجلز ووارينج Eagles and Wareing (22) أبحاثاً تفيد استخلاص مثبط يتراكم فى أوراق نبات التامول[1] birch الموضوعة تحت ظروف نهار قصير short- day . وعندما أعيد إضافة هذا المستخلص على أوراق بادرات التامول، ترتب على ذلك الإيقاف الكامل للنمو القمى apicol growth . وأدت هذه النتائج إلى أن اقترح هذان الباحثان أن هذا المركب هو مشجع الكمون والسكون (dormancy inducer) ، لذلك فقد أطلقا على هذا المركب الغير معروف الصفات الكيميائية فى ذلك الوقت اسم دورمين[2] dormin (أى المُسكِنْ أو المُكْمِنُ) .

وفى عام ١٩٦٥ م تمكن أوهكيوما Ohkuma وزملاؤه (88) من اقتراح التركيب الكيميائى لمركب أبسيسين (٢) ، كما تمكن كونفورث Conforth وزملاؤه (19) من عزل الدورمين dormin فى حالة نقية من المستخلصات الميثانولية methanolic extracts من أوراق نبات الشنار الأمريكى (السيكامور[3] sycamore) ، والمهم أنهم وجدوا أن أبسيسين (٢) والدورمين هما مركب واحد له تركيب كما هو موضح فى (شكل ٢٠ - ١٦) ألا وهو حمض الأبسيسيك .



شكل ٢٠ - ١٦ : حمض S أبسيسيك S-abscisic acid

---

(١) هذا النبات يتبع العائلة البندقية Corylaceae إلا أنهم فى بعض الأحيان يسمونها العائلة التامولية Betulaceae نسبة إلى جنس التامول (Betula) وقد يعرف عربياً بالبيتولا عن اللاتينية وجميع نباتات هذا الجنس من نباتات الأشجار التى تُغل أجود أنواع الأخشاب كما يتبع هذا الجنس أيضاً تامول الورق .

(٢) بالطبع هذه الكلمة مشتقة من فعل هذا المركب على تشجيع السكون ويمكن تعريبه إلى المُسكِن أو المُكْمن .

(٣) سبق التعريف بهذا النبات فهو يتبع العائلة الشنارية platanaceae واسم الجنس العلمى platanus أما تسمية هذا النبات بالسيكامور فهى تسمية خاطئة تؤدى إلى اللبس بينه وبين الجميز *Ficus sycomorus* . ونباتات جنس الشنار تستخدم فى صناعة الأخشاب ومنتجاتها .

ولتجنب الإلتباس والحيرة التى تنتج من اختلاف الأسماء لنفس المركب الواحد ، قرر العلماء الأساسيون الذين قاموا بالعمل فى بداية مراحله على أسس نظام قياسى للتسمية ، تسمية هذا المركب الجديد المكتشف باسم حمض الأبسيسيك abscisic acid (ABA)[1] وأسقطت أسماء أبسيسين (١) و (٢) والدورمين وتظهر تلك الأسماء فقط فى الدراسات الرائدة الأولى فقط .

كيمياء حمض الأبسيسيك Chemistry of ABA

يعتبر حمض الأبسيسيك من مركبات سس كويتربين ses quiterpene ويحتوى على خمس عشرة ذرة من الكربون ويتميز بحلقة سداسية التكوين ومركزاً غير متناظر وستة من الكربون الإستبدالى الغير مشبع (أنظر شكل ٢٠ – ١٦) والمركز غير المتناظر هو المسئول عن وجود صورتين من المشابهات الضوئية enantiomorphic form (أحدهما صورة فى المرآة للآخر لا تنطبق عليه) ، وهى R – حمض الأبسيسيك (R) abscisic acid ، والثانية S – حمض الأبسيسيك (S) abscisic acid وصورة الحمض (S) هى الصورة النشطة الموجودة طبيعياً ولهذا السبب يشار إليها ببساطة بحمض الأبسيسيك أو (ABA) دون تحديد . هذا بالإضافة إلى أن المشابهين نشطان ضوئياً ، فمثلاً (S)(+) – حمض الأبسيسيك (S)(+)- abscisic acid يمينى الدورة dextrorotatory أى يتسبب فى انحراف الضوء المستقطب بشدة إلى اليمين . وفى الحقيقة فإن حمض الأبسيسيك يُكشف عنه عادة بطرق التشتت الضوءبصرية الدورانية (optical rotatory dispersion techniques) لأنه يعتبر من أكثر المنتجات الطبيعية ذات النشاط الضوئى المعروفة للإنسان .

طرق الكشف Methods of Detection

من أكثر الطرق ذات الأهمية التاريخية للكشف والتحقق من حمض الأبسيسيك هى طرق التحليل الاسبكتروبولاريمترية (الطيف مِقطابيـه) (spectropolarimetric analysis) ، والتحليل الكروماتوجرافى الغازى gas chromatographic analysis ، وطرق الاختبارات الحيوية bioassays .

طرق التحليل الطيف مِقطابيه Spectropolarimetric Analysis

يعتبر حمض الأبسيسيك فريداً فى تركيبه حيث أن ذرة الكربون الأولى الغير متناظرة

---

(١) جرى العرف عى كتابة هذا الاسم عربياً أبسيسيك . ويمكن ترجمته عربيا «بحمض التساقط » .

فى الحلقة (اليد المركزية a chiral center) تقدم لنا وسيلة سهلة للكشف عن الحمض باستخدام التشتت الدورانى الضوء بصرى optical rotary dispersion (ORD) الخاصة بالحمض واستغلت هذه الخاصية لعمل التقديرات الكمية والنوعية لحمض الأبسيسيك (ABA).فى مستخلصات على درجة معتدلة من النقاوة (67) .

وتحسين طريقة (ORD) يستلزم استخدام كل من طريقة (ORD) أى التشتت الدورانى الضوئى وامتصاص الأشعة فوق البنفسجية بالحامض (ABA) وهذا مهم على وجه الخصوص فى حالة تقدير كميات الحمض (ABA) بعد عمليات العزل الابتدائية والتنقية الجزئية وبعد التنقية النهائية . والباحث المهتم بتفصيلات هذه الطريقة عليه أن يرجع إلى المراجع الخاصة بهذا الموضوع (67) ، إلا أن هذه الطريقة لم تعد أكثر شيوعاً منذ أن حلت محلها طرق التحليل الكروماتوجرافى الغازى .

التحليل الكروماتوجرافى الغازى Gas Chromatographic Analysis

تعتمد طريقة التحليل الكروماتوجرافى الغازى السائل Gas liquid chromatography (GLC) على تحضير وتطاير مشتقات الحمض المختلفة مثل مشتقات ثلاثى الميثيل سيليل (ABA trimethylsilyl) ، وتنقى العينة فى العادة بالكربون النشط وتخلط بمواد مثل بس – تراى ميثيل سيليل أسيتاميد bis- trimethylsilyl acetamide لكى ينتج مشتق حمض الأبسيسيك تراى ميثيل سيليل trimethylsilyl drivative of ABA ، وتقاس المشتقات المختلفة بعد ذلك بطريقة التحليل الكروماتوجرافى الغازى السائل (GLC) وتنسب إلى كمية معلومة من محلول الحمض المعامل بنفس الطريقة ، وهذه الطريقة حساسة جداً ولها المقدرة على تقدير كمية من حمض الأبسيسيك فى حدود ٠٫٣٠ ميكروجرام من المواد المشابهة جداً للحامض – ويجب أخذ الحَذَر فى تحضير مشتقات تراى ميثيل سيليل trimethylsilyl واستعمال أعمدة (GLC) ومعايرة Calibration الجهاز .

ومن أحسن الوسائل التحليلية الشائعة قوة لدراسة حمض الأبسيسيك ABA فى مستخلصات النبات هى استعمال الطريقة المشتركة بين التحليل الكروماتوجرافى الغازى وطريقة المطياف الكتلى Gas Chromatography- mass spectrometry (GC-MS) وأساس هذه الطريقة هو فصل مكونات العينة إلى ذُرْوات كروماتوجرافية Chromatographic peaks والتى يمكن تقديرها والتحقق منها مباشرة من خلال أطيافها الكتلية mass spectra والطيف الكتلى لمركب ما mass spectrum يعتمد على أن الجزئيات fragments المشحونة (أى ذوات الشحنة) تكون من الخصائص التشخيصية لتركيب المركب .

واستخدم العلماء على درجة كبيرة من الأداء التحليل الكروماتوجرافى السائل وأجهزة الكشف عن الأشعة فوق البنفسجية liquid chromatography and UV detectors باستمرار وبتقدم وذلك لتنقية والتحقق من حمض الأبسيسيك والهرمونات النباتية الأخرى . وهكذا فإن عدد الطرق التحليلية وأجهزتها قد تقدم بدرجة ملحوظة منذ زمن العالِمْ وينت Went ودراساته الرائدة فى مجال الأوكسينات .

الاختبارات الحيوية Bioassays

طرق الاختبارات الحيوية التى تستخدم للكشف عن حمض الأبسيسيك عديدة وتشمل الأمثلة الآتية للاستجابيات الحيوية : تثبيط إنبات البذور ، وتثبيط انحناء غمد الريشة inhibition of Coleaptile Curvatures أى النمو المستقيم ، وتثبيط تخليق إنزيم ألفا – أميليز فى خلايا – الأليرون aleurone cells ، وإسراع التساقط فى طبقات الانفصال acceleration of abscission in excised abscision zones.

وعلى الرغم من أن العديد من الاختبارات الحيوية قد طُورت لاكتشاف حمض الأبسيسيك ، ولكن يجب ألا نعتمد على اختبار حيوى واحد بل على خليط من الاختبارات الحيوية للتحقق من مادة ما نشطة حيوياً . وتكون الاختبارات الحيوية مفيدة فى تعقب أثر tracking هرموناً نباتياً جديداً يكون موجوداً فى المستخلصات النباتية . وتكون الاختبارات الحيوية فعالة فى الدلالة على وجود فئات المركبات مثل النشاط الدال على نوعيات من الأوكسينات والجبريلينات والسيتوكينينات . وعلى أى حال فإن الاختبارات الحيوية معرضة للاختلافات والتغيرات وعدم التخصص وتأثير عوامل النمو الأخرى .

وأحد الملامح أو الخصائص المهمة لبعض نظم الاختبارات الحيوية الواسعة الاستخدام والتى طورت فى الدراسات المبكرة للمواد الجديدة هى استخدام هذه الاختبارات الحيوية كأدوات لدراسة العمليات الفسيولوجية وميكانيكية فعل أو عمل الهرمونات النباتية الجديدة ، وهناك اختبارات حيوية منتخبة ومتخصصة ومحللة إحصائياً بالعديد من الباحثين تكون ذات فائدة عظيمة للغاية فى تقييم فعل الهرمونات النباتية .

التمثيل الحيوى لحمض الأبسيسيك Biosynthesis of ABA

من الممكن أن نقول ببساطة أنه بما أن حمض الأبسيسيك مركب سس كوتربين sesquiterpene فهو يحتوى على ثلاث وحدات من أيزوبرين isoprene unite – والدلائل

التى تدل على أن حمض الأبسيسيك مثل الأيزوبرنيويدات isoprenoids تشتق من حمض الميفالونيك mevalonic acid (67) ، ويجب أن نعلم أن مسلك حمض الميفالونيك mevalonic acid pathway ذو أهمية كبرى فى تمثيل هرمونات نباتية أخرى ولقد ذكرنا سابقاً أهمية هذا المسلك فى تخليق الجبريلينات والزِيَتين والسيتوكينينات الأخرى بالإضافة إلى حمض الأبسيسيك (ABA) . وتبعاً لأبحاث ميلبورو Milborrow (66) وهو الذى اشترك فى كثير من الأبحاث المبكرة والتى تتعلق بالتركيب الكيميائى لحمض الأبسيسيك والتى أظهرت أن تخليق حمض الأبسيسيك فى أوراق نباتات الفاصوليا والزبدية avocado ربما تحدث بصفة أساسية فى البلاستيدات الخضراء ، واقترح بعض الباحثين أن حمض الأبسيسيك ABA هو ناتج التحول الضوئى photoconversion للزانثوفيلات Xanthophylls وهنا يظهر بالتأكيد التشابه بين نوعين من المركبات وعلى وجه الخصوص بين الأصل الوسطى المباشر المُولد immediate precursar لكل من زانثوكسين Xanthoxin وحمض الأبسيسيك ، ولكن لا يوجد دليل يرفع مستوى هذه الأفكار فوق مستوى هذه التأملات فى هذا الوقت .

إنتقال حمض الأبسيسيك Translocation of ABA

يحدث تخليق حمض الأبسيسيك بصفة غالبة فى الأوراق المكتملة النمو ومن هناك ينتقل الحمض بسهولة إلى المناطق المختلفة عن طريق عنق الورقة ونسيج الساق ، ويصل معدل الانتقال والحركة لحمض الأبسيسيك على الأقل فى نبات القطن إلى حوالى ٢٠ - ٣٠ مم/ساعة . وينتقل الحمض على الأرجح فى اللحاء والخشب ، كما أن حمض الأبسيسيك ممكن أن ينتقل كذلك من قلنسوة الجذر root cap حيث يؤثر على استجابة الانتحاء الأرضى (لاحظ القسم الخاص بالأوكسين والانتحاء الأرضى) . وكما سيناقش فيما بعد فإن مستوى حمض الأبسيسيك فى النبات يتحكم فيه ظروف الإجهاد أو التوتر Stress ومن الواضح أن هذه الظروف تتعلق ببعض النشاطات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك كهرمون نباتى . وبعض الاستجابات الفسيولوجية لحمض الأبسيسيك يمكن ذكرها فى الآتى : الكمون (السكون dormancy) ، وتثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان inhibition of bud growth and shoot formation ، وإنمائية وإنبات البذور seed development and germination الانتحاء الأرضى geatropism ، وغلق الثغور Stomatal Closing

السكون Dormancy

منذ بداية اكتشاف حمض الأبسيسيك كمسبب ومُشجع لكمون البراعم bud dormancy فى الأشجار ، توجهت أبحاث عديدة لتوفير الأدلة لدعم الفكرة القائلة بأن حمض الأبسيسيك يعتبر هرمون الكمون النباتى dormancy phytohormone ، ولكن أظهرت غالبية الدراسات أن إضافة حمض الأبسيسيك لمختلف أنواع الأشجار الخشبية لا يسبب أو يحفز الكمون (ارجع لمرجع 80) . كذلك لا توجد علاقة محددة بين التأقت الضوئى الحاث والدافع للكمون وبين زيادة مستوى حمض الأبسيسيك فى النبات ، وهذا يعنى أن مستوى حمض الأبسيسيك لا يكون عالياً فى النباتات التى تعرضت لفترة ضوئية مُحِثَة للكمون (النهار القصير) وذلك بالمقارنة بالنباتات التى عُرضت للنهار الطويل . وعلى ذلك فإن الأدلة المدعمة لدفع واستمرار كمون البذور والبراعم لم تكن حاسمة . وكما أوضح والتون Walton (122) فى استعراضه لهذا الموضوع أنه من الصعب فهم دور حمض الأبسيسيك فى عملية الكمون لأننا لم نفهم الأحداث البيوكميائية المؤدية إلى حث أو دفع الكمون وإلى إزالته أو انعكاسه لذلك فإن دور حمض الأبسيسيك فى الكمون ما زال إلى وقتنا هذا فيها جدل وخلاف كبير .

تثبيط نمو البراعم وتكوين الأغصان

Inhibition of Bud growth and Shoot Formation

اقترح توكر Tucker (115, 116, 117) أن حمض الأبسيسيك يثبط نمو البراعم الجانبية فى نباتات الطماطم . ولقد استعمل توكر Tucker أصناف من الطماطم تختلف فى درجات السيادة القمية بها ، ولقد وجد أن الأصناف التى تتمتع بدرجة قوية من السيادة القمية قد احتوت على مستوى عالى من حمض الأبسيسيك ، كذلك فالنباتات التى ثُبِطَ نمو براعمها بالمعاملة بالأشعة الحمراء البعيدة far- red light قد احتوت أيضا على مستويات عالية من حمض الأبسيسيك . وعلى النقيض من ذلك فإن الأصناف ذات السيادة القمية الضعيفة قد احتوت على مستويات منخفضة بدرجة واضحة من حمض الأبسيسيك الداخلى endogenous ABA .

كما وجد توكر Tucker أن النباتات التى تحتوى على مستويات عالية من حمض الأبسيسيك تحتوى أيضاً على مستويات عالية من النشاط الأوكسينى (IAA activity) . وتأسيساً على هذه النتائج فقد اقترح توكر (115, 116, 117) أن أندول حمض الخليك هو

المسئول عن استمرار مستويات حمض الأبسيسيك مرتفعة بدرجة كافية لظهور السيادة القمية القوية ، والعكس يبدو صحيحاً بالنسبة لأصناف الطماطم الأخرى ، إلا أن العلاقة بين المستويات المرتفعة لأندول حمض الخليك IAA والمستويات المرتفعة لحمض الأبسيسيك فى نباتات الطماطم ليست ظاهرة عامة general phenomenon ، بمعنى أن مستويات حمض الأبسيسيك لا تتغير دائماً عندما تنخفض مستويات إندول حمض الخليك ، ولا يمكننا القول الآن أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً عاماً أساسياً فى ظاهرة السيادة القمية فى جميع النباتات .

إنمائية وإنبات البذور Seed Development and Germination

أظهرت الأدلة أن حمض الأبسيسيك يبنى فى الأجنة أثناء إنمائية البذور ، ويعتقد الباحثون أن زيادة مستوى حمض الأبسيسيك يكون بصفة أساسية نتيجة عملية التخليق من جديد de novo synthesis ، كما يمكن أن ينتقل حمض الأبسيسيك أو مُولداته المنشئة له (precursors) من الأوراق إلى البذور ، حيث أظهرت تجارب الإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك المميز ذرياً (الموسوم) ^{14}C- ABA على الأوراق يمكن أن يكتشف بعد ذلك فى البذور المتطورة إنمائياً developing seeds . وتبعاً لديور Dure (21) فى استعراضه عن تكوين البذور (seed formation) والذى أوضح أن (ABA) فى المبايض المتطورة إنمائياً يُثبط تكوين إنزيمات الإنبات فى الجنين . لذلك فإنه يبدو أن الـ ABA يلعب دوراً أساسياً فى إنمائية تطور البذور عن طريق تثبيط « إنباتية الأجنة على النبات » ''vivipary'' أى ظاهرة الإنبات المبكر للبذور قبل النضج أو قبل تحرر وانتشار البذور من الثمار .

الإضافة الخارجية للـ ABA يثبط إنبات البذور حتى فى وجود الجبريلينات والسيتوكينينات والمعروفة بتشجيعها القوى للإنبات . واقترح بعض العلماء أن الـ ABA المضاف خارجياً للبذور المكتملة النمو (الناضجة) والغير كامنة nondormant ربما يثبط إنباتها عن طريق كبح عملية تخليق الإنزيمات الخاصة بالإنبات والموجهة من الأحماض النووية . وفى الواقع فإن ديور Dure قد اقترح أن ABA يُثبط ترجمة translation حمض الريبونيوكليك الرسولى المتخصص (specific m-RNA) وعن هذا الطريق فإنه يعوق تخليق البروتين ، وهذه النظرية تحتاج إلى كمية كبيرة من التجارب حتى ولو كانت الدلائل المشابهة تفيد أن فعل أو عمل معظم الهرمونات النباتية الأخرى يتم عن طريق تفاعلها مع الأحماض النووية .

الانتحاء الأرضى Geotropism

تستجيب قلنسوة الجذر إلى الضوء أو الجاذبية الأرضية[1] عن طريق تخليق أو مراكمة مثبطات النمو (16, 28,94 103) . ويعتقد العلماء حالياً أن المثبطات تنتج فى الجزء السفلى من القلنسوة كاستجابة للجاذبية ثم تنتقل فى اتجاه قاعدة الجذر إلى منطقة الاستطالة حيث تثبط استطالة الخلايا فى الجانب السفلى من الجذر ، ويترتب على هذا النمو المتباين والمتفاوت (differential growth) فى الجذر (بسبب زيادة تركيز المثبطات على الجانب السفلى) ظاهرة الانتحاء الأرضى geotropism . ولقد أظهر العلماء حديثاً وجود الـ ABA فى قلنسوات جذور الذرة (Zea mays) . ويبدو أن بناء الـ ABA فى قلنسوة الجذر يحتاج إلى توفر الضوء والجاذبية . هذا وحمض الأبسيسيك المنتج فى قلنسوة جذور الذرة ينتقل فى اتجاه القاعدة basipetally حيث ينبه ويسبب الاستجابة الموجبة للجاذبية (103) .

ولسوء الحظ توجد متناقضات وعدم وضوح فى نتائج التجارب الماضية ، فنحن لا نستطيع أن نُقرر بالتأكيد أن ABA هو المسئول عن الانتحاء الأرضى للجذور ، فتوجد مثبطات أخرى غير محققة الهوية فى قلنسوات الجذور ، ومن المحتمل أن تنتقل أيضا فى اتجاه القاعدة basipetally ، هذا فضلاً عن أن حمض الأبسيسيك له تأثير مثبط قليل على المجموع الجذرى . كما أن الفكرة الخاصة بأن الأوكسينات هى الوحيدة التى تتحكم فى ظاهرة الانتحاء الأرضى geotropism تعتبر غير مناسبة لتوضيح هذه الظاهرة – ولا بد أن تكون هناك بعض المشاركة لحمض الأبسيسيك ABA أو مثبطات أخرى .

غلق الثغور Stomatal Closing

من أهم الأدوار المعروفة جيداً والمهمة لحمض الأبسيسيك هو دوره فى غلق الثغور – وفعل حمض الأبسيسيك الأساسى على الخلايا الحارسة guard cells يبدو أنه تثبيط امتصاصها للبوتاسيوم (الخلايا الحارسة) (96) وبعض المواد المعينة مثل التوكسين الفطرى فيوزيكوكسين Fusicoccin يتغلب على تأثير حمض الأبسيسيك عن طريق تشجيع امتصاص

---

(١) بالطبع فإن استجابة قلنسوة الجذر للضوء استجابة سالبة أما استجابتها للجاذبية فهى بالطبع استجابة موجبة .

البوتاسيوم وتحرر البروتون . هذا ويبدو أن انسياب الذائبات *solutes* الأخرى يتأثر بحمض الأبسيسيك خلال عملية انغلاق الثغور – فمثلاً ينطلق حمض الماليك مع البوتاسيوم من الخلايا الحارسة بمعدل أسرع وذلك فى وجود حمض الأبسيسيك . وإحدى الأفكار التى تعلل تأثير حمض الأبسيسيك على فقد الخلايا الحارسة لامتلائها (turgidity) هو أن حمض الأبسيسيك يثبط تبادل H^+/K^+ ويشجع إرتشاح (تسرب) حمض الماليك – هذا ونقص الذائبات النشطة أسموزياً بالطبع تجعل الخلايا الحارسة مرتخية flaccid ويحافظ على غلق فتحة الثغر . .

وأهمية أخرى لحمض الماليك أنه ربما يشكل المصدر الأساسى للبروتونات اللازمة لعملية تبادل H^+/K^+ خلال فتح الثغور . ومن الواضح أنه إذا كان حمض الأبسيسيك يشجع ارتشاح (تسرب) حمض الماليك ، فإن فقد مصدر البروتونات (أى حمض الماليك) سيشجع عملية انغلاق الثغر . وعلى الرغم من أن CO_2 يبدو أنه يتفاعل مع حمض الأبسيسيك لتشجيع انغلاق الثغور ، لكننا لم نعرف أو ندرك بعد طبيعة هذا التفاعل حتى وقتنا هذا .

الإجهاد المائى وحمض الأبسيسيك Water Stress and ABA

يبدو أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً فى النبات أثناء الإجهاد المائى وظروف الجفاف أو القحط drought conditions – ونحن نعرف أن الـ ABA يشجع الانغلاق الثغرى فى العديد من النظم التجريبية (96, 97) . كذلك نحن نعرف أن حمض الأبسيسيك يتراكم فى نباتات البيئة المتوسطة أو الوسطية mesophytes والتى تعانى إجهاداً مائياً (أى تعانى من نقص الماء) ، وأن مستوى الحامض يقل عندما تصبح النباتات غير معرضة لهذا الإجهاد المائى لفترة طويلة . وتوجد حقيقة علمية تدل على أهمية حمض الأبسيسيك فى النباتات التى تعانى من الإجهاد المائى وهى وجود الطفرة الذابلة Wilty mutant من نباتات الطماطم – ونباتات هذه الطفرة تبدو أنها تحتوى على مستوى منخفض جداً من حمض الأبسيسيك – وهذا المستوى لا يتغير إذا منع الماء . وميل هذه النباتات إلى أن تذبل wilt يقل بالإضافة الخارجية لحمض الأبسيسيك exogenous application ، ويعمل هذا الحامض مباشرة على الأجهزة الثغرية .

ومن الجدير بالذكر أن الدلائل التى توضح العامل أو العوامل التى تنبه وتشجع الزيادة فى مستويات حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائى هى دلائل هزيلة وهمية – ولكن توجد بعض الملاحظات التى تدل على أن هناك نمط متوازى parallel fashion من ارتفاع

مستويات حمض الأبسيسيك كلما زادت سالبية الجهود المائية water potential – ولم يعرف بالضبط المنبه الصحيح (الجهد الأسموزى ، جهد الضغط) وميكانيكية تراكم حمض الأبسيسيك أثناء الإجهاد المائى .

وربما نسأل أنفسنا عن كيفية تنظيم مستويات حمض الأبسيسيك فى النباتات التى تعانى من الإجهاد أو التوتر (stress) والنباتات التى لا تعانى من ذلك – ولقد اقترح مانسفيلد وويلبورن وموريرا Mansfield, Welburn & Moreira (61, 62) وكذلك ميلبورو (68, 69) Milborrow إن حمض الأبسيسيك ABA ينتج فى البلاستيدات الخضراء ويظل فى أوراق النباتات التى لا تعانى من الإجهاد أو التوتر – وعندما يصبح النبات تحت ظروف الإجهاد أو التوتر Stress فإن نفاذية أغشية البلاستيدات لحمض الأبسيسيك تزداد وتسمح لهذا الهرمون أن يتحرك ويذهب إلى خلايا البشرة بما فى ذلك الخلايا الحارسة – ثم يعمل بعد ذلك على غلق الثغور .

وفقد حمض الأبسيسيك من البلاستيدات يشجع على التخليق البيولوجى الإضافى للهرمون ويستمر هذا التشجيع حتى يُسعف ويخفف الإجهاد المائى – وفى هذه الحالة تصبح أغشية البلاستيدات الخضراء غير منفذة لحمض الأبسيسيك ويظل وجوده محدداً داخل البلاستيدات الخضراء – ويوقف بناء حمض الأبسيسيك فى النهاية على الأرجح عن طريق عملية تثبيط ناتج التفاعل النهائى end product inhibtion وعلى الرغم من هذه الاعتبارات التى تمثل نظرية جيدة – إلا أن كل خطوة قائمة بذاتها لم يتحقق منها بصفة قطعية ، ويجب إنجاز قدر كبير من الأبحاث على أيض حمض الأبسيسيك داخل وخارج البلاستيدات الخضراء . على الرغم من أن حمض الأبسيسيك يلعب دوراً مهماً فى حالات عديدة من الإجهاد المائى فى النباتات ، وفى بعض الأحيان يشترك هذا الحمض جزئياً فى ميكانيكية مقاومة الجفاف drought resistance ، وكما أشار والتون Walton (122) أن إيجاد سلالات نباتية تنتج مستويات عالية من حمض الأبسيسيك ربما تكون ذات أهمية عظمى فى تنمية المحاصيل فى المناطق القاحلة من العالم – ويجب أن نفهم أن نشاط حمض الأبسيسيك ليس الوسيلة الوحيدة التى تبديها النباتات فى مقاومة الجفاف وبدون شك فإن النباتات تملك وسائل أخرى فعالة فى مقاومة الجفاف

الأســئلة

٢٠ - ١ ناقش الظروف التى تخص اكتشاف وعزل : ٦ - فيورفيوريل - أمينو - بيورين 6 -furfurylamino purine . ما هو الاسم الشائع لهذه المادة ؟ وهل هى تتعلق بالزيتين أو بالسنجامين syngamin ؟

٢٠ - ٢ ماذا يقوم به لبن جوز الهند كمادة مكملة ومضافة إلى مزارع أنسجة معينة ؟

٢٠ - ٣ أوصف الطرق الممكن استخدامها لتقدير الأوكسينات والسيتوكينينات والجبريلينات فى مستخلص الأنسجة النباتية .

٢٠ - ٤ هل وجود السيتوكينينات يكون محدداً ببعض الأنواع النباتية المعينة ؟ وضح ؟

٢٠ - ٥ فى أى مكان من النبات يمكن أن نجد المستويات العالية من السيتوكينينات ؟

٢٠ - ٦ لماذا تكون قواعد السيتوكينينات الحرة أكثر فعالية من الريبوسيدات ribosides أو الجلوكوسيدات glucosides ؟

٢٠ - ٧ دون العديد من الاختبارات الحيوية الخاصة بالسيتوكينينات ، وما هو النشاط الأساسى للسيتوكينينات التى يظهرها كل اختبار حيوى من هذه الاختبارات ؟

٢٠ - ٨ أوصف ثمانية من الاستجابات النباتية التى تتأثر بالسيتوكينينات .

٢٠ - ٩ أوصف العديد من الاستخدامات التجارية للسيتوكينينات ؟

٢٠ - ١٠ كيف يمكن أن تؤثر السيتوكينينات على تكوين البالوعات sinks (أى أماكن الجذب) فى النباتات ؟

٢٠ - ١١ وضح على الأقل خمسة أسباب تدعم الفكرة القائلة أن السيتوكينينات تعمل من خلال تفاعلها أو فعلها مع الأحماض النووية .

٢٠ - ١٢ هل تؤثر السيتوكينينات على القوة الاختزالية للنباتات والتنفس ؟

٢٠ - ١٣ ما معنى الاصطلاحات التالية :
طور الإنضاج الحرج climateric - الأيثيلين - إنبات هوائى - إنبات أرضى - الخُطاف العُقيفى للسويقة الجنينية السفلى - قوس السويقة الجنينية العليا ؟

٢٠ - ١٤ ما هو دور الإيثيلين فى نمو البادرات وإنبثاقها ؟

٢٠ - ١٥ هل يلعب حمض الأبسيسيك دوراً كبيراً فى تساقط الأوراق فى معظم النباتات ؟ وضح .

٢٠ - ١٦ ما هى العلاقة بين الإيثيلين والتأثيرات المثبطة للأوكسين على نمو الساق والجذر ؟

٢٠ - ١٧ تتبع مسلك التخليق البيولوجى الحيوى لتكوين الأيثيلين من الميثونين فى النباتات - أين يعمل فى هذا المسلك كل من السيتوكينينات ، التجريح ، الإنضاج ، الظروف اللاهوائية ؟

٢٠ - ١٨ اوصف الأبحاث المبكرة التى أدت إلى اكتشاف والتحقق النهائى من تركيب وهوية حمض الأبسيسيك ؟

٢٠ - ١٩ أذكر بعض الاستجابات المستخدمة فى الاختبارات الحيوية المستعملة للكشف عن حمض الأبسيسيك فى مستخلصات الأنسجة النباتية .

٢٠ - ٢٠ ما الذى تفعله المركبات التالية بصفة عامة : الست استبداليات الزيتين - حمض الجبريليك - حمض الأبسيسيك - والكاروتينويدات ؟

٢٠ - ٢١ اذكر أربع من الاشتراكات الهامة لحمض الأبسيسيك فى نمو النبات .

٢٠ - ٢٢ ما أهمية حمض الأبسيسيك فى الانتحاء الأرضى ؟

٢٠ - ٢٣ إشرح دور وأهمية حمض الأبسيسيك فى الإجهاد المائى .

٢٠ - ٢٤ لماذا تشجع ثمرة التفاح العَطنة سرعة إنضاج باقى ثمار التفاح فى الصندوق ؟

٢٠ - ٢٥ وضح الميكانيكية المحتملة والتى لا بد أن تقود إلى تخليق حمض الأبسيسيك فى النباتات الموضوعة تحت تأثير الإجهاد المائى .

قراءات مقترحة

Abeles, F.B. 1973. *Ethylene in Plant Biology*. New York: Academic Press.

Adams, D.O., and S.F. Yang. 1979. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 76:170–174.

Audus, L.J. 1975. Geotropism in roots. In J.G. Torrey and D.T. Clarkson, eds., *The Development and Function of Roots*. New York: Academic Press.

Burrows, W.J. 1975. Mechanism of action of cytokinins. *Current Adv. Plant Sci.* 7:837–847.

Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Abscisic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250–254.

Juniper, B.E. 1976. Geotropism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:385–406.

Leonard, N.J. 1974. Chemistry of the cytokinins. In V.C. Runeckles, E. Sondheimer, and D.C. Walton, eds., *The Chemistry and Biochemistry of Plant Hormones*, vol. 7. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York: Academic Press.

Lieberman, M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:533–591.

Pilet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation*. New York: Springer-Verlag.

Thomas, H., and J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:83–111.

Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453–489.

الفصل الحادى والعشرون



التأقت الضوئى والفيتوكروم[1]

Photoperiodism and Phytochrome



(٢)
زهرة بنت القنصل Poinsettia (Euphorbia pulcherrima).

مهداه من : W.R. Fortney, The Pennsylvania State University.

(١) الفيتوكروم كلمة من مقطعين وهى تعنى الصبغ النباتى وسوف نستمر فى كتابتها الفيتوكروم لما لهذه الكلمة من شيوع عربيا .

(٢) نبات من عائلة بنت القنصل Euphorbiaceae (وكلمة euphor-bia) ما هى إلا اسم كلاسيكى قديم (وكلمة pulcherrima) تعنى الجميلة الجذابة جداً .



لابد أن نعلم أن الضوء يتحكم فى نمو وإنمائية النبات ، وهذه من الملاحظات البديهية ، حيث يمكننا أن نوضح بسهولة عدم قدرة النبات على النمو فى الظلام ، وهذه حقيقة تدل بما لا يدع مجالاً للشك أن الضوء أساسى للإنمائية أو للتركيب التشكلى للنبات morphogensis . ومن المدهش حقاً أن حقيقة ضرورة الضوء للتركيب التشكلى للنبات لم تسجل إلا عام ١٧٧٩ عندما أثبت Ingenhousz أهمية الضوء فى التمثيل الضوئى . منذ ذلك التاريخ والتقدم بطىء وثابت فى التعرف على أن العديد من عمليات التحكم الضوئى Light-controlled Processes تنظم الشكل التركيبى للنبات . واليوم فإن التركيب التشكلى الضوئى photomorphogenesis ماهو إلا إصطلاح دارج فى المؤلفات العلمية .

لابد للنبات من إمتصاص الضوء قبل الإستجابة لهذا الضوء كما أنه لابد من وجود نوعية معينة من المركبات «عادة صبغة» داخل النبات مستقبلة لإمتصاص الموجة «أو الموجات» الضوئية المسئولة عن هذه الإستجابية وفى العديد من الحالات فإن إمتصاص الضوء بواسطة المستقبل يسبب تنشيط هذا المستقبل ، والذى ينشأ عنها سلسلة تتابعية من التفاعلات الكيميائية التى تقود فى النهاية إلى الإستجابية العامة للنبات ، وتعرف هذه المتتابعات جميعها «بالعملية الضوء حيوية» Photobiological Process وقد درس العلماء العديد من العمليات الضوء حيوية التى تحدث فى النبات ، وفى العديد من الحالات قد عزلوا ووصفوا كل مكون من مكونات هذه العمليات . ومن بين العمليات الضوء حيوية التى درست بالتفصيل التمثيل الضوئى – تمثيل الكلوروفيل –الإنتحاءالضوئى – التأكسد الضوئى – الإنبساط الورقى Leaf expansion – تثبيط إستطالة الساق – التزهير – التأقت الضوئى .

« التأقت الضوئى » اصطلاح عام ليس له تعريف دقيق . وقد عرفناه على وجه العموم بأنه إستجابية النبات للعلاقة النسبية لفترات طول الضوء والظلام المتعاقبة . وعلى الرغم من ذلك يمكننا تحوير هذا التعريف بطرق شتى . على سبيل المثال مدة فترة التعرض للإظلام أكثر أهمية فى الإستجابة عن مدة فترة التعرض للضوء ، شدة ونوعية الضوء يمكنها تحوير صورة وقدرة هذه الإستجابية ، الكمية الكلية المستقبلة من الضوء لها تأثير مؤثر على هذه الإستجابية . كذلك مدة التعرض التتابعية «الضوء والظلام» لها أهميتها العظمى فى إبتداء الإستجابية للفترة الضوئية ، وهذه من الأمور المسلم بها الآن . على ضوء ماتقدم أى إستجابية للنبات لفترة تعرض وتعاقب كل من الضوء والظلام ربما تسمى الإستجابية للفترة الضوئية Photoperiodic response .

تستجيب النباتات لفترات التعاقب [الضوء والظلام] بطرق مختلفة ، فالتزهير والنمو الخضرى وإستطالة السلاميات وإنبات البذور وتساقط الأوراق ماهى إلا أمثلة عن إستجابية النباتات للفترة الضوئية « بمعناها الشامل من تعاقب فترة الضوء مع فترة الإظلام » . ولما كان التزهير هو أول مظاهر الإستجابية للفترة الضوئية إكتشافاً وواحد من أكثر المظاهر التى أجرى عليها دراسات مكثفة ، لذلك فإن تناولنا بالشرح للتأقت الضوئى سيكون بإسهاب وتحليل لهذه الظاهرة ألا وهى التزهير .

التزهير Flowering

بالرغم من أن التأثير التحكمى للفترة الضوئية على التزهير قد لوحظ قبل القرن العشرين ، إلا أنه أول الملاحظات التجريبية الجيدة التى أكدت هذه المعلومة قد تمت خلال الأعوام الأولى من هذا القرن . فقد حاول تورنيوز Tournois (48) عام ١٩١٢ أن يشرح كيف أن القنب Hemp يزهر بشدة لو أنه زُرع مبكراً فى الربيع ولكنه يظل فى الطور الخضرى لو أنه زُرع فى آخر الربيع أو الصيف . وقد لاحظ تورنيوز أنه لو عرض القنب لفترة إضاءة قصيرة (ست ساعات) فإن القنب يزهر ، أما إذا تعرض لفترة إضاءة طويلة نسبياً فإنه سيظل فى حالة خضرية تماماً «أى لايزهر» .

أجرى كلبس Klebs(28) دراسة عن طبيعة تزهير السمبرفيفم Sempervivum[1] عام ١٩١٣ وقد لاحظ أن التزهير يمكن أن يحفز بالإضاءة الصناعية فى منتصف الشتاء تحت ظروف الصوبة بالرغم من أن الوقت الطبيعى لتزهير هذا النبات هو شهر يونيو . وقد إستخلص كلبس من هذه النتائج أن تزهير هذا النبات يحكم بواسطة طول فترة الإضاءة وهذا الضوء يعمل كعامل مساعد .

فى عام ١٩٢٠ ظهر أول تفسير واضح لتأثير التأقت الضوئى على التزهير بواسطة العالمين جارنر وألرد Garner and Allard (15) فقد لاحظا أولا أن تزهير نبات فول الصويا صنف بيلوكسى Biloxi soybean (glycine max) يتم خلال شهرى سبتمبر وأكتوبر حتى ولو امتدت زراعته لأكثر من ثلاث أشهر فى مايو أو يونيو أو أغسطس (انظر جدول ٢١ - ١) . فقد لاحظا أن الفرق بين ميعادى الزراعة لشهرى مايو ويونيو والذى يقدر بتسعة وخمسون يوماً يقابله فقط إختلاف يقدر بأحدى عشر يوماً

(١) من نباتات المناطق الجافة من عائلة Crassulaceae قد يعرف باسم الزُطَيط عربياً وكلمة (Sembervi-vum) كلمة لاتينية تعنى الحى إلى الأبد live forever لذلك فقد يعرف عربياً أيضاً (خطأ) باسم الحى علم .

لتفتح أول زهرة (15) . عدد الأيام من الإنبات حتى التزهير والطول النهائى للنبات تتناقص بإستمرار الموسم . وعلى ضوء ذلك فيمكن الإستدلال من تلك البيانات لفول الصويا على وجود ميكانيكية للتوقيت الموسمى Seasonal timing mechanism لهذا النبات .

جدول ٢١ – ١ تأثير تاريخ الإنبات على نمو وتزهير بيلوكسى فول الصويا . مصدرها بيانات W.W.Garner and H.A.Allard. 1920.Effect of length of day on plant growth.J.Agr.Res.18:553.

تاريخ الإنبات	تاريخ تفتح أول زهرة	أقصى طول ، بالبوصة ،	عدد الأيام حتى التزهير
May 2	September 4	52	125
June 2	September 4	52	94
June 16	September 11	48	92
June 30	September 15	48	77
July 15	September 22	44	69
August 2	September 29	28	58
August 16	October 16	20	61

وقد استخدما نبات تجريبى آخر هو «طفرة الورقة الكبيرة للدخان» والمعروفة بنموها الخضرى الغزير وطبيعة التزهير المتميزة وهما صفتان مختلفتان جوهرياً عن نباتات الدخان العادية . تلك الطفرة المسماة «مارى لاند ماموس «Maryland Mammoth» «أى طفرة ماريلاند الضخمة» ، لاتزهر فى الحقل خلال أشهر الصيف ذى الفترة الضوئية الطويلة «اليوم الطويل» فى بلتسفيل ، بماريلاند . ومع ذلك عند إنماء هذه الطفرة فى الصوبة تحت ظروف فترة إضاءة أقصر نسبياً شتاءً فإنها تزهر بغزارة فى منتصف شهر ديسمبر . فى السنة التالية زرع المجربان بذور الطفرة والنباتات العادية «للمقارنة» فأظهرت تلك النباتات نفس السلوك السابق الإشارة إليه عند إعادة التجربة ، حيث ظلت الطفرة فى حالة خضرية فى الحقل أشهر الصيف ، ولكنها أزهرت عند وضعها فى الصوبة خلال الشتاء تحت ظروف اليوم القصير نسبياً لشهر ديسمبر «يقع أقصر النهار طولاً خلال شهر ديسمبر فى نصف الكرة الشمالى» .

بعد ذلك أخضع المجربان نباتات طفرة الدخان هذه لظروف نهار قصير خلال الصيف بوضعها فى الظلام بعد تعريضها لفترة نهار مساوية ليوم الشتاء فقد أزهرت تلك النباتات خلال الصيف . بعد إستبعاد تلك العوامل البيئية الأخرى مثل درجات الحرارة والتغذية وشدة الإضاءة وهكذا توصل كل من جارنر وألارد أن طول النهار « اليوم » يتحكم فى التزهير . وقد أُيد هذا الإستنتاج بالحقيقة التى ظهرت من أن نباتات هذه الطفرة تظل فى حالة خضرية خلال أشهر الشتاء بإطالة طول اليوم بواسطة الإضاءة الصناعية ، وقد أطلق هذان العالمان « جارنر وآلارد » على إستجابة طفرة الدخان المسماة ماريلاند ماموث إلى طول اليوم بظاهرة التأقت الضوئى Photoperiodism (أنظر شكل ٢١ - ١)



شكل ٢١ - ١ نباتات الدخان ماريلاند ماموس أول النباتات التى ظهرت فيها ظاهرة التأقت الضوئى . على اليسار نبات فى صوبة غير مضاءة «أيام قصيرة» ، وعلى اليمين نبات نامى فى صوبة مضاءة كهربياً «أيام طويلة» .

مصطلحات Terminology

نتيجة لنتائج جارنر وألارد فقد أطلقا مصطلحات أساسية لشرح إستجابية التزهير للفترة الضوئية ، فسمياً طفرة الدخان ماريلاند ماموث « بنبات النهار القصير 'Short-day Plant' »وذلك لسلوكها التزهيرى فقط تحت ظروف اليوم القصير . وتختلف النباتات إختلافاً بيناً فى إستجابتها لطول اليوم . ففى بعض النباتات يستحث التزهير إذا طالت فترة الإضاءة اليومية . كما أن نباتات أخرى لا تُظهر أى إستجابة

وتزهر تحت ظروف اليوم الطويل والقصير أيضاً . ويظل البعض الآخر مُستجيباً بعض الشيء بين فترة اليوم القصير والطويل . والتعريف هنا مبنى على دورة تعاقب الليل والنهار خلال ٢٤ ساعة .

نباتات النهار[١] القصير الزهرية Short-day flowering plants : تزهر هذه النباتات عندما يصل طول النهار إلى أقل من فترة حرجة معينة وتظل تلك النباتات فى الحالة الخضرية « أى لاتزهر » إذا ما تعرضت لطول نهار أكبر من تلك الفترة الحرجة . ويختلف طول تلك الفترة المسماة بطول النهار الحرج «Critical day Length» بإختلاف الأنواع النباتية . ومن أمثلة نباتات النهار القصير الزهرية الدخان (Nicotiana tobacum) Maryland Mammoth والشبيط (cocklebur) (Xanthium pennsylvanicum) ، وفول الصويا (Glycine max Bilox Soybean) .

نباتات النهار الطويل الزهرية Long-day flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد تعرضها لطول فترة نهار أطول من فترة حرجة . ويختلف طول تلك الفترة الحرجة من طول النهار من نوع نباتى إلى آخر . ومن أمثلة نباتات النهار الطويل الزهرية السبانخ (Spinacea oleracea Spinach)[٢] ، وبنجر السكر Sugar beet (Beta vulgaris) ، والسكران الأسود « الهنبان »[٣] black henbane (Hyoscyamus niger) .

النباتات الزهرية المحايدة لطول النهار Day-neutral flowering plants : تزهر تلك النباتات بعد فترة نمو خضرى بصرف النظر عن طول الفترة الضوئية أى غير متأثرة بطول فترة ضوئية معينة . ومن أمثلة تلك النباتات الطماطم (Lycopersicum[٤] esculentum) tomato وشب الليل (Four-O'clock) Mirabilis[٥] وأصناف معينة من البسلة Peas (Pisum sativum) .

ومن الجدير بالذكر أنه من النادر نسبياً أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة إضاءة طويلة ويعقبها فترة قصيرة لكى تزهر كما يوجد القليل من النباتات أيضاً والتى تحتاج إلى التعرض

---

(١) المقصود بكلمة day هذه هو النهار وليس اليوم المكون من ٢٤ ساعة لذلك وجب التنوية .

(٢) يكتب اسم الجنس .spinacia L وليس كما ورد فى النسخة الانجليزى spinacea وهذه الكلمة لاتينية تعنى الشوكة نسبة إلى الثمرة الشوكية الملمس أما كلمة oleracea فهى تعنى العشب الذى يُطهى .

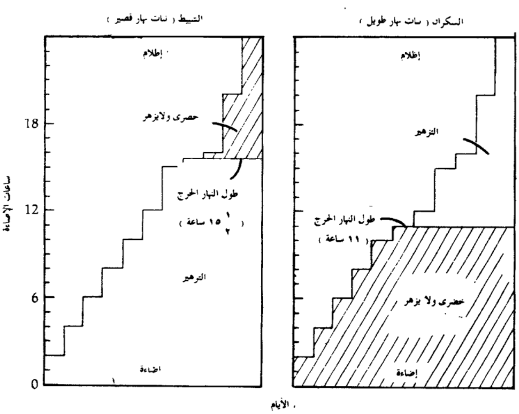
(٣) من نباتات العائلة الباذنجانية السامة ولهاستخدامات طبية وينمو فى بعض الصحارى العربية بأنواع مختلفة .

(٤) قد يكتب اسم الجنس Lycoper-sicon وهى كلمة لاتينية تعنى خوخ الذئب ، ربما نظراً لوجود بعض السمية – أما كلمة esculentum فهى تعنى المأكولة edible .

(٥) يتبع هذا النبات « نباتات عائلة الساعة الرابعة Four- o'clock "Nyctaginaceae وكلمة Mirab-ilis كلمة لاتينية تعنى البديع wonderful .

لفترة إضاءة قصيرة أولاً ويعقبها فترة إضاءة طويلة لكى تزهر . مثل تلك النباتات التى تحتاج إلى تعاقب نهار طويل ثم قصير أو تعاقب نهار قصير ثم طويل لكى تزهر ، لا تزهر إذا حفظت تحت ظروف فترة إضاءة قصيرة أو طويلة فقط ولا بد لها لكى تزهر أن تتعرض للتعاقبين معاً .

لابد أن ننوه هنا إلى أن التقسيم السابق شرحه مبنى على أساس إمكان تزهير النباتات من عدمه عند تعرضها إلى فترة إضاءة أكبر من أو أقل من « طول فترة إضاءة حرجة » . ولا يعنى ذلك التقسيم أن جميع نباتات النهار القصير تزهر تحت فترة إضاءة أقل من فترة ضوئية تشجع تزهير نباتات النهار الطويل . ولشرح هذه النقطة سوف نضرب هذا المثال بمقارنة نبات النهار القصير « الشبيط » مع نبات النهار الطويل « السكران » . فطول الإضاءة الحرجة للشبيط هو $\frac{1}{2}$ ١٥ ساعة ويزهر إذا تعرض لفترة إضاءة أقل من تلك الفترة الحرجة ، أما السكران « فطول فترة الإضاءة الحرجة » هو ١١ ساعة وهو من نباتات النهار الطويل كما ذكرنا ويزهر عندما يتعرض لفترة إضاءة أعلى من تلك الفترة الحرجة . ومغزى هذه النقطة أن كل من الشبيط « نبات نهار قصير » والسكران « نبات نهار طويل » سوف يزهران معاً لو تعرضا لفترة إضاءة مقدارها « «١٣ ساعة » . والعامل المحدد ليس فى عدد الساعات التى يتعرض لها لفترة الإضاءة ولكن متى يزهر

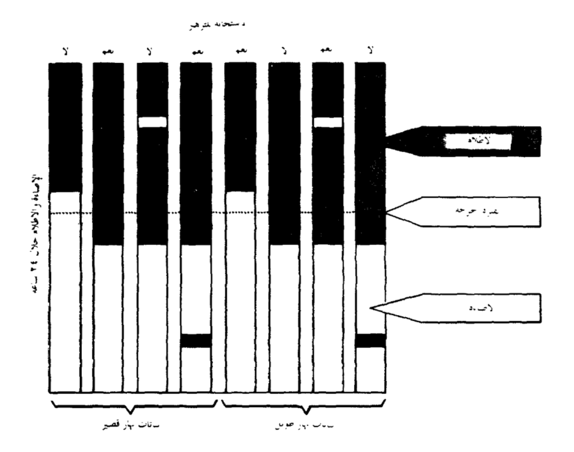


شكل ٢١ - ٢ العلاقة بين نبات نهار قصير ونبات نهار طويل إلى طول النهار الحرج . كلا النباتين ينموان جنبا إلى جنب عند ١٣ ساعة من الإضاءة يومياً ويزهران والعامل المحدد هو طول فترة النهار الحرجة .

أهمية فترة الظلام Importance of Dark Period

يتعاقب على النباتات دائرياً كل من الضوء والإظلام تحت الظروف الطبيعية خلال الأربع والعشرين ساعة . وقد إستخدم الباحثون الأوائل فى دراساتهم عن التأقت الضوئى هذا التعاقب الدائرى الطبيعى للأربع والعشرين ساعة أى أنهم غيروا صناعياً طول كل من فترة الإضاءة والإظلام لهذا التعاقب الطبيعى . ثم مالبث أن وجد الباحثون أن بإمكانهم إحداث تغيير فى القيمة الكلية لهذا التعاقب صناعياً ، فعلى سبيل المثال إتباع تعاقب مقداره ٨ ساعات فترة إضاءة يليه ٨ ساعات فترة إظلام أى أنهم غيروا من القيمة الكلية للتعاقب الطبيعى وهو ٢٤ ساعة إلى تعاقب دائرى صناعى مقداره الكلى ست عشرة ساعة (٨ + ٨) ، أو إستخدام تعاقب صناعى مقداره ١٦ ساعة إضاءة يعقبه دائرياً ١٦ ساعة إظلام ويكون المقدار الكلى لهذا التعاقب الدائرى الصناعى ٣٢ ساعة « ١٦ + ١٦ » . عند وضع وتعريض نباتات النهار الطويل والقصير الزهرية إلى تعاقب دائرى خلاف التعاقب الطبيعى قد أثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن التزهر فى كل من نباتات النهار القصير والطويل تتأثر استجابيته لطول فترة الإظلام عن تلك لفترة الإضاءة . وبمعنى آخر وعلى ضوء ماتقدم فإن نباتات النهار القصير تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أكبر من فترة حرجة ، أما نباتات النهار الطويل فإنها تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أقل من فترة حرجة . على سبيل المثال فقد لاحظ الباحثون بعد الأبحاث الأولى لجانر وآلارد أن النبات لايزهر بالرغم من تعرضه للدورة الضوئية الإستحثائية الصحيحة بكسر فترة إظلامه المستمرة بواسطة فترة ضوئية قصيرة (أو الكسر بالضوء) (أنظر شكل ٢١ – ٣) . بينما كسر فترة الإضاءة بفترة إظلام قصيرة فلها تأثير ضئيل جداً (17) . مثل هذه النتائج تبين أن التزهير يكون أكثر إستجابية لفترة الإظلام المتصلة عن فترة الإضاءة المتصلة « دون أى كسر فى إستمرارية الطول الكلى لفترة الإظلام » .

وقد أعطت نتائج هامنر Hamner (16) تأكيدات أكثر إلى حقيقة أن فترة الظلام هى الجزء الحرج لدورة تعاقب الضوء والظلام . فقد وجد (هامنر) بإستخدام بيلوكسى فول الصويا أن التزهير لا يمكن إستحثاثه مالم تستقبل النباتات فترة إظلام أكثر من عشرة ساعات متصلة . والآن فقد عرفنا أن طول فترة الإظلام أكثر أهمية لتشجيع التزهير إلا أن فترة الإضاءة لها تأثير كمى على التزهير .



شكل ٢١ – ٣ أهمية فترة الظلام على التزهير فى نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل .

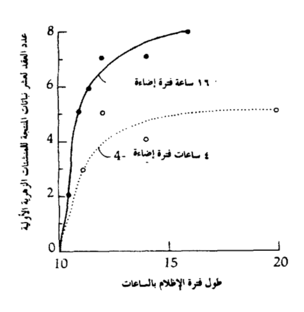
أهمية فترة الإضاءة Important of Photoperiod

بينما طول فترة الظلام تحدد إنشائية المنشئات الزهرية الأولية initiation of floral primordia ، إلا أن طول الفترة الضوئية يؤثر فى عدد تلك المنشئات الأولية المنشئة (16) . الإستجابية المثلى لبيلوكسى فول الصويا وجدت فى تعاقب ضوئى يحتوى على ١٦ ساعة من الإظلام يعقبها ١١ ساعة فترة ضوئية « المجموع الدائرى التعاقبى فى هذه الحالة يساوى ٢٧ ساعة وهى بالطبع تعاقب دائرى غير طبيعى » – « أنظر شكل ٢١ – ٤ » . وتعريض تلك النباتات لفترة ضوئية أكثر من ١١ ساعة إضاءة ينتج عنه عدد أقل من المنشئات الزهرية الأولية المتكشفة .

وكما هو واضح من شكل ٢١ – ٥ توجد إستجابية كمية لطول الفترة الضوئية فلا بد أن نأخذ فى الإعتبار ولابد أن نتسائل هل شدة الإضاءة لها تأثير على عدد تلك المنشئات الزهرية الأولية المتكشفة؟ وإجابة هذا السؤال غاية فى التعقيد . فقد يكون لشدة الإضاءة

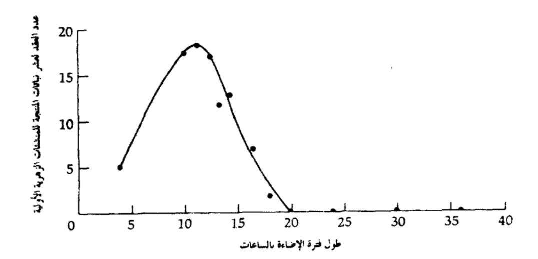
تأثير غير مباشر مثل التحكم فى كمية السكريات المنسابة إلى المناطق المرستيمية والقادرة على تكوين المنشئات الزهرية الأولية . قد نجح تاكيموتو Takimoto (45) جزئياً فى الحصول على أزهار فى الظلام بإمداد النباتات بمحاليل سكرية . بالإضافة إلى ذلك فإن تأثير فترة الإضاءة يقل فى غياب CO_2(49) . من ذلك يتضح أن التأثير المشجع للإمداد الخارجى بالسكر و CO_2 يدل بالتحديد أن المركبات التى تنتج فى عملية التمثيل الضوئى لها بعض التأثير على قابلية النبات للتزهير . بالإضافة إلى التأثير الغير مباشر خلال التمثيل الضوئى ، فشدة الإضاءة لابد أن تكون ذات أهمية مباشرة فى تخليق بعض العوامل أو الهرمون الأساسى واللازم لتكوين الأزهار .

درس هامنر Hamner (16) التأثير الكمى للفترة الضوئية وشدة الإضاءة على المنشئات الزهرية الأولية لبيلوكسى فول الصويا على التعاقب الضوئى الدائرى المحث «Photoinductive Cycle» . فقد وجد أنه فى شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة/قدم لا تنتج أزهار . وأن زيادة شدة الإضاءة تسبب زيادة فى عدد الأزهار المنتجة (أنظر شكل ٢١ – ٦) . ومن استخدام فترتى الإضاءة فى التجربة المشروحة فى شكل ٢١ – ٦ ، فإننا نرى أنه بإطالة فترة الإضاءة ينتج عدد أكبر من الأزهار .



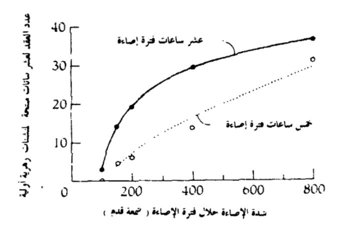
شكل ٢١ – ٤ العلاقة بين طول فترة الإظلام وإنشائية المنشئات الزهرية الأولية فى بيلوكسى فول الصويا . أعيد طبعها عن :

Boatanical Gazette 101:658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press.



شكل ٢١ - ٥ العلاقة بين طول فترة الإضاءة وإنشائية المنشئات الزهرية الأولية لبيلوكسى فول الصويا . فترة الظلام فى جميع المعاملات ١٦ ساعة . أعيد طبعها عن :

Botanical Grazett 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press. Copyright 1940 The University of Chicago Press.



شكل ٢١ - ٦ التأثير الكمى لفترة الإضاءة وشدة الإضاءة على إنشائية الأزهار لبيلوكسى فول الصويا بالتعاقب الضوئى الدائرى المحث . لا تنتج أزهار مع شدة إضاءة أقل من ١٠٠ شمعة قدم ، وإنتاج أزهار أكثر بزيادة طول الفترة الضوئية . أعيد طبعها عن :

Botanical Gazette 101 : 658 by K.C. Hamner by Permission of The University of Chicago Press. Copyright 1940 The University of Chicago Press.

الدورات التعاقبية الضوء محثة Photoinductive Cycles

كان إهتمام الباحثين الأوائل الدارسين للعلاقة بين التأقت الضوئى والتزهير ينصب أكثر على دراسة عدد وصفات الأزهار الناتجة عن دراسة الوقت اللازم للنبات لكى

يتعرض إلى عدد من الدورات التعاقبية الضوء محثة للإزهار لكى تتكشف المنشئات الزهرية . ومع ذلك فعدد الدورات اللازمة لتشجيع التزهير تختلف بشدة بين مختلف الأنواع النباتية ، فعلى سبيل المثال يحتاج الشبيط إلى دورة تعاقبية ضوء محثة واحدة فقط لكى تتكون المنشئات الزهرية . وعلى النقيض فإن السلفيا (Salvia occidentalis) (نبات نهار قصير) تحتاج على الأقل إلى ١٧ دورة ضوء محثة لكى تزهر (49) ، أما البلانتاجو (Plantago lanceolata) « نبات نهار طويل » يحتاج إلى التعرض لخمسة وعشرين دورة تعاقبية ضوء محثة للإستجابة القصوى تزهيرياً (21) .

ولابد أن نذكر أن تكوين الأزهار بواسطة النبات مرتبط بالتأقت الضوئى . فمجرد أن يستقبل النبات الحد الأدنى من عدد الدورات التعاقبية الضوء محثة فسوف يزهر حتى ولو أُعيد بعد ذلك إلى دورات تعاقبية غير محثة noninductive cycles .

ويُلاحظ الإستحثاث الجزئى فى نباتات النهار القصير . على سبيل المثال يحتاج نبات البلسم (Impatiens balsamina) ذو النهار القصير إلى ثلاث دورات ضوء إستحثاثية لإنشاء البراعم الزهرية ، ومع ذلك لكى تتكون الأزهار من تلك البراعم الزهرية فهو يحتاج إلى أكثر من ثمانى دورات ضوء إستحثاثية (29) .

وربما نحصل أيضاً على إستحثاث جزئى فى نباتات النهار الطويل ، فنبات البلانتاجو يحتاج إلى خمسة وعشرين دورة ضوء إستحثاثية لتكوين ١٠٠٪ نورات ، ولو أعطى النبات عشرة دورات ضوء إستحثاثية فقط ثم وضع تحت تأثير دورات غير إستحثاثية فإنه لايزهر ، ومع ذلك لو أعقب هذه الدورات غير الإستحثاثية إلى دورات إستحثاثية فإنه يحتاج إلى خمس عشرة دورة إستحثاثية فقط لكى ينتج ١٠٠٪ من النورات (21) . تكوين المنشئات الزهرية الأولية على النبات المائى المسمى بعدس الماء (Lemna gibba)(duckweed) يحتاج على الأقل إلى يوم واحد طويل ، إلا أنه يحتاج على الأقل إلى ست أيام طويلة لإنتاج أزهار ناضجة – يظهر أن الأيام الطويلة لازمة للمراحل المبكرة لإنمائية الأزهار فى هذا النبات (11) .

والخلاصة الوحيدة من تلك المناقشة تدل على أن بعض العوامل تدخل فى إستجابية النبات للتزهير وتتراكم خلال الدورة الإستحثاثية ففى بعض النباتات « على سبيل المثال الشبيط » كمية كافية تتراكم بعد دورة واحدة فقط وتؤدى إلى تشجيع التزهير . أما النباتات الأخرى فهى تحتاج إلى أكثر من دورة إستحثاثية لكى يتراكم بها كمية كافية من عامل التزهير لكى تزهر . فى نباتات النهار الطويل لا يظهر تأثير تعديلى للدورة غير الإستحثاثية على

التعرض السابق للدورة الإستحثاثية التى سبق للنبات أن تعرض لها ، إلا أنه فى حالة نباتات النهار القصير فيظهر أن الدورة غير الإستحثاثية لها تأثير تبيطى على الدورات الإستحثاثية التى سبق أن تعرض النبات لها . حيث سجل شواب Schwabe (41) هذا التأثير التثبيطى فى العديد من نباتات النهار القصير بالتبادل بين دورات محثة ويعقبها أخرى غير محثة وقد استنتج من تلك الدراسة أن الدورة غير المحثة تثبط تأثير الدورة الذى سبق أن تعرض لها النبات .

الإدراك الحسى للفترة الضوئية المحفزة Perception of Photoperiodic Stimulus

تناولت الأبحاث المبكرة على التأقت الضوئى دراسة أى الأجزاء النباتية المستقبلة للفترة الضوئية المحفزة ، وقد كانت الأوراق والبراعم هى أكثر الأجزاء التى نالت معظم الإنتباه فى هذا الشأن (بالطبع) .

أوضح نوت Knott (29) فى عام ١٩٣٤ أن الأوراق فى السبانخ (من نباتات النهار الطويل) هى المستقبل للتأثير المحفز للفترة الضوئية . وقد أضاف إلى ذلك إفتراضه أن شيئاً ما ينتج فى الأوراق إستجابياً للتعرض للدورة الضوئية الإستحثاثية ثم حينئذ ينتقل إلى القمة الطرفية مسبباً نشأة المنشئات الزهرية الأولية . ويظهر أن الأوراق هى الأعضاء المدركة للتأقت الضوئى المحث للتزهير . لوحظ فى كثير من الحالات أن النبات يزهر حتى ولوتعرضت ورقة واحدة فقط منه للدورة الضوئية المحثة بينما كل الأوراق الأخرى من النبات تتعرض للدورة الغير محثة ، وتكون هذه الورقة كافية لإحداث هذا التأثير ، فعلى سبيل المثال ، لو أن ورقة فردية واحدة من نبات الشبيط عرضت لفترة إضاءة قصيرة بينما الأجزاء الأخرى من النبات عرضت لفترة إضاءة طويلة فإن الأزهار تتكون (17,33) .

وقد لاحظ الباحثون أن تطعيم أوراق محثة ضوئياً من نبات إلى نبات آخر غير محث ضوئياً فإن هذا التطعيم يسبب تزهير النباتات المستقبلة لتلك الأوراق (18,35) . فقد قام الباحثون بنزع أوراق النباتات المستقبلة قبل عملية التطعيم وذلك لإزالة أى تأثير للأوراق الغير محثة .

يظهر أنه لابد من وجود الحد الأدنى من الأنسجة الورقية لإحداث التزهير تلك الأنسجة ضرورية لإستقبال الفترة الضوئية المحثة (1,25) . الطور الإنمائى للورقة مهم أيضاً للحساسية للفترة الضوئية المحثة ، فعلى سبيل المثال النضج الجزئى لأوراق الشبيط تجعله أقل حساسية بكثير للفترة الضوئية المحثة (27) .

ومن المدهش حقاً أن الأوراق الناضجة تماماً تبدو أنها قادرة على تعادل التأثير المشجع للتزهير الناشيء عن التعرض لفترة التعرض المحفزة ، فلو طعمت ورقة أو فرع محث ضوئياً فالأوراق الناضجة على النبات المستقبل تضاد التقدم نحو الإستجابية التزهيرية وإزالة تلك الأوراق الناضجة من النبات المستقبل يوقف هذا التضاد .

نوعية الضوء والتأقت الضوئى Light Quality and Photoperiodism

لا بد للضوء أن يمتص حتى يحدث تأثيره . عملياً كانت جميع الأبحاث المبكرة على التأقت الضوئى تعنى بتأثير الضوء الأبيض على التزهير – أى التأثير المركب لجميع الأطوال الموجية للطيف المرئى . لذلك فقد أصبح من المألوف عملياً فى أبحاث التفاعلات الضوئية الحيوية إيجاد الطول موجيات التى لها التأثير الأكبر على تلك التفاعلات ، وبمعنى آخر إبراز الفعل الطيفى (action spectrum) على العملية . وفى هذا الخصوص يمكن للعلماء مقارنة الطيف الممتص لمركبات معروفة فى النبات مع الفعل الطيفى للعمليات الضوء بيولوجية تحت البحث . فلو أن الطيف الممتص لمركب نباتى مستخلص متشابه تماماً مع الفعل الطيفى لهذه العملية فهذا يعنى بالتأكيد القوى على إشتراك هذا المركب فى تلك العملية . ومن المنطق أن المستقبل الضوئى ينشىء تلك العملية الحيوية .

وقد لاحظنا عمل مماثل لهذا النوع عند دراستنا للتمثيل الضوئى وتحلل الأوكسين فقد لاحظنا فى التمثيل الضوئى أن الطول موجيات الأكثر تأثيراً قد وجدت فى المنطقة الزرقاء والحمراء من الطيف المرئى . ويمتص الكلوروفيل فى تلك المنطقتين معظم تلك الموجات . وقد عرفنا أيضاً أن الطيف الفعال فى إنحناء غمد الريشة للشوفان Oat مشابه تماماً للطيف الممتص بواسطة الريبوفلافين riboflavin لذلك فمن المتوقع أن يكون الريبوفلافين هو المستقبل الضوئى فى تحلل الأوكسين .

وقد تناولت مجموعة من الباحثين وعلى رأسهم بورثويك وهندريكس Borthwick and Hendricks (3,5,19) بالبحث موضوع فعل الطيفيات action spectra ، وانصب إهتمامهم فى تحديد الفعل الطيفى المثبط للكسر الضوئى لفترة الظلام « بالطبع لنباتات النهار القصير الزهرية »فقدحصل باركر وزملائه (37) Parker and Colleagues على أول فعل طيفى يتحكم فى التزهير لنباتى النهار القصير وهما الشبيط وبيلوكس فول الصويا . ثم أعقب ذلك قياس العديد من الأفعال الطيفية لكلا مجموعتى نباتات النهار القصير والنهار الطويل ، وقد أظهر أن جميع هذه الأطياف واحدة ، لذلك فقد إقترح أن

المستقبل للطول الموجى للضوء المؤثر فى التأقت الضوئى هو مستقبل عام واحد فى النباتات على إختلاف ضروبها من حيث الحساسية الإستجابية لطول النهار .

وكما ذكر من قبل ، لو أن الليل الطويل للدورة التعاقبية الحثية للشبيط قد كُسر بومض Flash ضوئى « كسر ضوئى لإستمرارية الليل النباتى » ، فلا يزهر هذا النبات . الفعل الطيفى المؤثر من مختلف الأطوال الموجية يدل على أن الطول الموجى الأكثر تأثيراً للتثبيط على التزهير يقع مابين ٦٢٠ و ٦٦٠ -nm[1] « البرتقالى – الأحمر » والحد الأقصى لهذا الفعل يقع عند حوالى ٦٤٠ .nm ، لذلك فإن الضوء الأحمر يعتبر أكثر الإشعاع الضوئى تأثيراً فى تفاعل « الكسر الضوئى » .

عند إستخدام الإشعاع الأحمر البعيد بمفرده لا يظهر تأثير « الكسر الضوئى » ، حيث أنه لا يكسر الليل الطويل إلى إثنين من الليل القصير « كما يفعل الضوء الأحمر » . ومع أن هذا الكشف جاء أولاً على يد بورثويك Borthwick وزملائه (4) ثم بعد ذلك على يد داونز Downs(14) على أن الأحمر البعيد قادر على أن يعاكس تأثير الكسر الضوئى للضوء الأحمر ، فلو أن ومض قصير من الضوء الأحمر البعيد يعقب ومض قصير من الضوء الأحمر فى منتصف الليل الطويل للدورة التعاقبية الضوء حثية لنباتات النهار القصير قد حدث فإن تلك النباتات تزهر « وكأنها لم تتعرض للومض الطيفى الأحمر » . ولو أن الإشعاع الأحمر البعيد يعقب بالضوء الأحمر فالتزهير يثبط . وبمعنى آخر فإن الإشعاع المستخدم أخيراً هو الذى يحدد إستجابية النبات (أنظر جدول ٢١ – ٢) .

جدول ٢١ – ٢ : تأثير الإعاقة اليومية لفترة الظلام بالعديد من التعاقبات الإشعاعية بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) على تكوين الإزهار فى الشبيط وفول الصويا .

مصدره عن : **R.J.Downs 1956. Photoreversibility of flower initiation. Plant Physiol. 31 : 279.**

المعاملة	متوسط حالة الإنماء الزهرية للشبيط	متوسط عدد العقد الزهرية فى فول الصويا
Dark control	6.0	4.0
R	0.0	0.0
R, FR	5.6	1.6
R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR	4.2	1.0
R, FR, R, FR, R	0.0	—
R, FR, R, FR, R, FR	2.4	0.6
R, FR, R, FR, R, FR, R	0.0	0.0
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	0.6	0.0

(1) nm = nanometer = 1/1000 of micron or 1/million of a millimeter

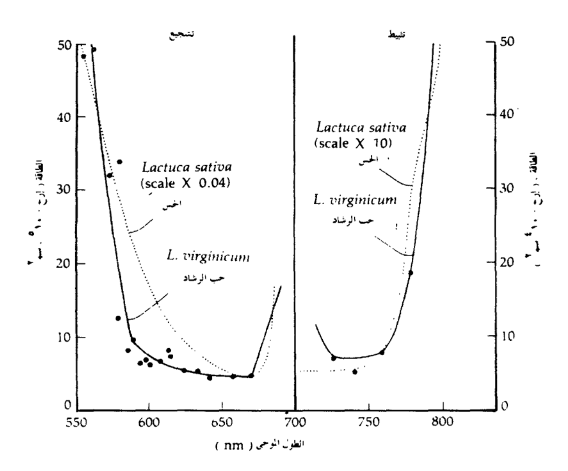
نوعية الضوء وإنبات البذور Light Quality and Seed Germination

دعنا بإختصار نستعرض بعض الأبحاث المبكرة عن تأثير الضوء على إنبات بذور الخس والتى تزيدنا تفهماً للتأقت الضوئى والمستقبل الضوئى . أوضحت تجارب هندركس وبورثويك Hendricks,Borthwick وزملائهما (6) أن نظاماً صبغياً يشترك فى إنبات بعض بذور الخس [Lettuce, (Lactuca sativa)- variety Grand Rapids] – وحب الرشاد الفرجينى (Lepidium virginicum) . وفى تلك الدراسات سمح هؤلاء الباحثون للبذور بتشرب الماء فى الظلام ، ثم تم تعريضها بعد ذلك لمختلف الأطوال الموجية الضوئية ، ثم وضعت تلك البذور فى الظلام ، ثم قدرت بعد ذلك كمية الإنبات .

وبالرغم من أن معظم الأبحاث الأولى على التأقت الضوئى قد شملت إستخدام الضوء الأبيض أو بمعنى دقيق تأثير الخليط المركب لجميع الأطوال الموجية للطيف المنظور ، إلا أن بورثويك وهندركس قد إستخدما أسلوباً فنياً متميزاً لإيجاد أكثر طول الموجات فاعلية – أى أنهم إستخدما تأثير الفعل الطيفى . وفى هذا الشأن قد حصلا على نتائج تدل على أنه عند تعريض البذور الحساسة للضوء للطيف الأحمر (660 nm) فإن تلك البذور تنبت ، كما أظهرت نتائجهما أيضاً أنه بتعريض تلك البذور للضوء الأحمر البعيد (730 nm) الذى يُعطى مباشرة بعد التعرض للضوء الأحمر فإن الإنبات يثبط (أنظر شكل ٢١ – ٧) ، وعندما عاملا البذرة بعد ذلك بالضوء الأحمر فإن الإنبات يشجع . تلك النتائج التى ترجع إلى أبحاث العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما تدل على أن هناك نظاماً فعالاً انعكاسى التركيب فى بذور الخس بعد تشرب البذرة للماء ، والمعاملة الضوئية الأخيرة تحدد إستجابة البذور (أنظر جدول ٢١ – ٣) .

التأثير الإنعكاسى Reversible effect : أول من إكتشف حقيقة التشجيع وتثبيط الإنعكاس للإنبات بواسطة الإشعاع الأحمر والأحمر البعيد هو العالم بورثويك وزملاؤه (6) . وكما سنشرح فيما بعد فإن النظام الأحمر/ الأحمر البعيد النشط فى بذور الخس مشابه وتحت كل الإحتمالات هو نفس النظام الأحمر/ الأحمر البعيد لنظام الفيتوكروم « الصبغ النباتى » النشط فى تزهير بعض النباتات ، وانبساط أقراص أوراق الفاصوليا expansion of bean leaf disks، والشحوب الاستطالى الظلامى etiolation ، وإنبساط التقوس الريشى لبادرات الفاصوليا unfolding of plumular arch of bean seedlings .

العامل الزمنى Time factor : للحصول على التأثير المعاكس الجيد للضوء الأحمر المحث ، لابد أن يعقبه مباشرة التعريض للإشعاع الأحمر البعيد ، فلو تأخر التشعيع بالأحمر البعيد فإن تثبيط الإنبات يكون أقل وضوحاً . فقد وجد توول Toole وزملاؤه (47) أن بذور الخس تفشل فى إستجابتها للإشعاع بالأحمر البعيد بعد ١٢ ساعة من تعرضها للضوء الأحمر . ففى ذلك الوقت « خلال الأثنتى عشرة ساعة » تحدث العمليات التى تؤدى إلى الإنبات ومن المستحيل إحداث الإنعكاس المؤثر .



شكل ٢١ - ٧ فعل الأطياف لتشجيع وتثبيط إنبات بذور حب الرشاد الفرجينى والخس إلى ٥٠٪ . عن :
E.H. Toole et al.,eds. 1959.«Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals.» American Association for the Advancement of Science 55:89.Westiview Press. Copyright 1959 by the American Association for the Advancement of Science.

جدول ٢١ – ٣ تشجيع وتثبيط الإنبات بواسطة التشعيع بالأحمر (R) والأحمر البعيد (FR) تم تشعيع البذور عند ٢٦°م ثم تركت للإنبات عند درجة ٢٠°م . لاحظ التأثير الإنعكاسى لكل معاملة على الأخرى .

التشعيع	الإنبات عند ٢٠°م (٪)
R	70
R, FR	6
R, FR, R	74
R, FR, R, FR	6
R, FR, R, FR, R	76
R, FR, R, FR, R, FR	7
R, FR, R, FR, R, FR, R	81
R, FR, R, FR, R, FR, R, FR	7

مصدره

Reprinted from "Action of Light on Lettuce-Seed Germination" by H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole, Botanical Gazette 115:102 by permission of The University of Chicago Press. Copyright 1954 The University of Chicago Press.

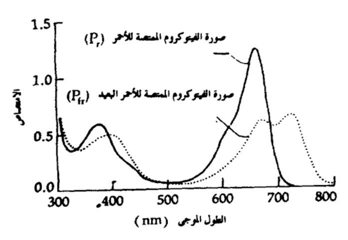
الفيتوكروم « الصبغ النباتى » Phytochrome

أدت الأبحاث المبكرة لجانر وآلارد إلى إكتشاف وفصل ودراسة الكثير من صفات الصبغ المسئول عن إمتصاص الضوء والمشترك فى ظاهرة التأقت الضوئى فى النباتات . وقد أطلق كل من بورثويك وهندريك وزملاؤهما فيما بعد على هذه الصبغة بالفيتوكروم « وهى تعنى الصبغ النباتى » . والآن يوجد إتفاق عام أن الفيتوكروم هى الصبغة المشتركة فى الإدراك الحسى الإستحثاثى للتأقت الضوئى الذى يتحكم فى التزهير ، وإنبات بذور الخس ، والعديد من الظواهر المورفولوجية الوراثية . من الواضح كما هو مبين من الإمتصاص الطيفى « أنظر شكل ٢١ – ٨ » أن الفيتوكروم يوجد فى صورتين ، صورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر (Pr)[١] وصورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر البعيد (Pfr)[١] . وقد اعتبر الباحثون أن صورة Pfr هى الصورة النشطة الفعالة فسيولوجياً . والصورتان تتحولان فيما بينهما كميوضوئياً . بالإضافة إلى ذلك فقد وجد العلماء أن صورة Pfr تتحول ببطء إلى صورة Pr فى الظلام أو تتحول إلى مركب غير معروف غير نشط (2) . التحول الإظلامى لصورة Pfr إلى صورة Pr يظهر أنها محصورة فى ذوات الفلقتين (26) .

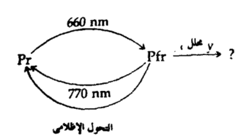
بإستخدام طريقة الومض الضوئى التحليلى والحرارة المنخفضة لا تستطيع مثل هذه

(١) f = far   r = Red   P = pigment

الطريقة أن تغطى صور تلك المركبات ذات العمر القصير ، أو المركبات الوسطية بين Pr و Pfr . هذا الإكتشاف يرجع بالطبع أنه عندما تتحول صورة من الصبغة إلى صورة أخرى فالمتكون النهائى الحادث يمر خلال وسطيات سريعة الزوال . وتوجد أيضاً كفاءة عالية جداً للكونتم فى تحول Pr إلى Pfr والتى قد تكون سبب ملاحظة معدل أكبر لـ Pfr تحت الظروف الطبيعية للتأقت الضوئى . وتتحول صورة Pfr للفيتوكروم وهى غير ثابتة إلى ما يسمى بعملية التحلل . كما يستخدم الإصطلاح هنا لأنه يرجع إلى فقد التحول الضوئى فقط ولا يرجع إلى تحلل إتلافى حقيقى (26) . ومع ذلك تحت هذه الظروف لا يمكن إكتشاف الصبغة ، وهناك نقص فى الفيتوكروم الكلى كما هو مقاس بواسطة الأسبكتروفوتوميتر التفاضلى ذو الموجتين Differential Two-Wave Spectrophotometer . لذلك لو وضعنا نبات تحت ظروف ضوء أحمر مستمر فإن مستوى الفيتوكروم فى النبات يتناقص إلى أقل من كمية حرجة وتتحرك نحو تخليق جديد يؤدى إلى زيادة فى الفيتوكروم فى صورة Pr (38,39,40) . والنتيجة هى الإتزان فى النبات بين التخليق والتكسير للفيتوكروم .



شكل ٢١ - ٨ الإمتصاص الطيفى لمحلول نقى من فيتوكروم الشوفان



التركيب الكميائى Chemistry

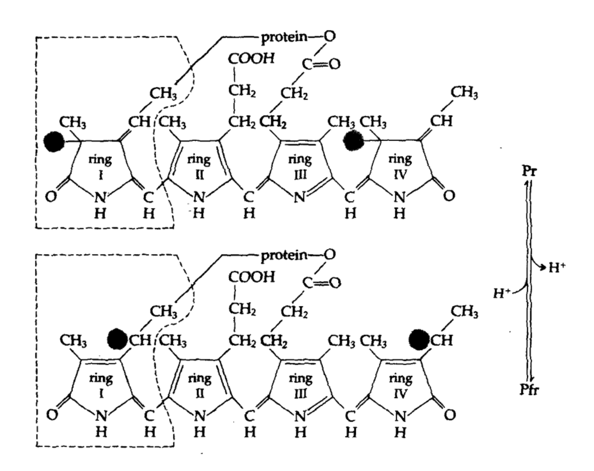
يرجع الفضل إلى كل من العالمين بورثويك وهندركس وزملائهما فى عزل وتنقية الفيتوكروم من مصادر نباتية مختلفة وقد أدى ذلك إلى إجلاء النقاب عن التركيب الكيميائى للفيتوكروم . وقد عزل الفيتوكروم أولاً من فلقات بادرات اللفت ذات الشحوب الاستطالى الظلامى etiolated (8) . ويعتبر العالمان سجلمان وفرير Siegelman and (43) Firer هما المسئولان عن تلك المستخلصات العالية للفيتوكروم والتى قادت إلى المزيد من النقاوة وتحليل تركيب الفيتوكروم .

يعتبر الفيتوكروم بروتين ذا مجموعة صبغية Prosthetic group (جزء صبغى – ملون) (Pigment-Colored Portion) (أى بروتين صبغى Chromoprotein) والتى تشابه فى التركيب الأساسى السلسلة المفتوحة للتترابيرول كروموفور للصبغة الطحلبية ٦ فيكوسيانين Open-Chain tetrapyrrole Chromophore of the algal pigment 6-Phycocyanin أنظر شكل ٢١ – ٩ ومن المحتمل وجود مجموعة صبغية واحدة لكل جزىء فيتوكروم ، والمجموعة الصبغية ترتبط بالبروتين عند الحلقة الثالثة . ومن المحتمل أن التحول الضوئى للصورتين Pr و Pfr يتضمن تغير إلكترونى فى الحلقة الأولى مع احتمال إضافة أو فقد بروتون . والتحول التركيبى فى البروتين ربما يرجع إلى التحول الإظلامى ومن المحتمل تحلله ، ولم تعرف حقيقة الوزن الجزيئى للبروتين ، ومع ذلك فإنه من المعتقد أن الوزن الجزيئى الأولى يقترب من ١٢٠٠٠٠ .

التحولات والإستجابيات Conversions and Responses

لابد من إعادة التأكيد على أن صورة الفيتوكروم النشطة هى Pfr ، أما صورة Pr فلا تعتبر نشطة ، وبالتالى عند تعريض بذور الخس المتشربة للماء والحساسة للضوء بالطيف الأحمر أو بالضوء الأبيض فإن صورة Pfr للفيتوكروم تتراكم وتتحول كيميائيا إلى مسئول عن الإنبات . إلا أنه عند المعاملة بالضوء الأحمر ثم يعقبها المعاملة بالضوء الأحمر البعيد فإن صورة Pfr تتحول إلى الصورة الغير نشطة Pr التى لا تؤدى إلى حدوث الإنبات .

أما بخصوص التعريض للضوء الأبيض خلال اليوم ، فإن صورة Pfr للفيتوكروم ربما تتراكم فوق مستوى حرج وتحدث تشجيع تزهير نباتات النهار الطويل ولكنها لا تشجع إزهار نباتات النهار القصير تحت هذا المستوى الأعلى من المستوى الحرج . والضوء الأبيض تحت



شكل ٢١ - ٩: التركيب المقترح للمجموعة الصبغية للفيتوكروم .

الظروف البيئية العادية له تأثير الضوء الأحمر وبالرغم من وجود موجات الضوء الأحمر البعيد . والسبب الرئيسى فى تراكم Pfr فى الضوء الأبيض هى الكفاءة العالية « كفاءة الكونتم » فى التحول الفيتوكرومى إلى صورة Pfr عن تلك التحول الضوئى من صورة Pfr إلى صورة Pr .

ودور فترة الظلام فى أنها تقدم الوقت للتحول الظلامى من صورة Pfr إلى صورة Pr تحت المستوى الحرج لصورة Pfr (أو النسبة بين Pfr إلى Pr) فإن نباتات النهار الطويل تظل فى الحالة الخضرية « أى لا تزهر » . وبمعنى آخر فإن وجود Pfr فى مستوى أقل من المستوى الحرج ، (مرة أخرى نسبة كل صورة إلى الصورة الأخرى) ربما يكون هاماً ، فسوف يشجع تزهير نباتات النهار القصير . ولا بد أن نضع فى الاعتبار أن صورة Pfr لازمة لتزهير كل من نباتات النهار القصير والطويل أيضاً ، ولكن بعض الظروف الداخلية تتداخل بعض الشىء خلال فترة الإظلام الحرجة وتكون مسئولة عن المستويات المختلفة لصورة Pfr .

كسر فترة الإظلام بالضوء الأحمر سوف يسبب تحول Pr إلى صورة Pfr لذلك يثبط التزهير فى نباتات النهار القصير ، ولو أن الضوء الأحمر يُعقب بالضوء الأحمر البعيد ، فإن تأثير الضوء الأحمر يزال .

التوزيع Distribution

أوضحت الدراسات العديدة أن الفيتوكروم يوجد فى العديد من أصناف النباتات (7,22,42) ، وفى الحقيقة ربما يكون عاماً فى النباتات الخضراء . فبالإضافة إلى عزله من تلك النباتات الخضراء مثل الدخان ، والشوفان ، والذرة والفاصوليا إلا أن الفيتوكروم قد عُزل أيضاً من طحلب (Mestaenium) ومن ذيل الحصانيات Sphaerocarpos (46) والفيتوكروم ليس فقط واسع الإنتشار فى عالم النبات ولكنه أيضاً واسع الإنتشار داخل النبات نفسه . وقد اكتشف الفيتوكروم فى الجذور والسيقان والسويقات والفلقات وأغماد الريشة وأنصال الأوراق والأعناق والبراعم الخضرية والثمار النامية وتحت الزهور وفى النورات (22) .

يعتقد العلماء أن الفعل الأولى التحت خلوى للفيتوكروم هو واحد من تلك التى تغير نفاذية الغشاء . كما اقترح أيضا كل من بورثويك وهندريكس أن الاستجابية السريعة: للفيتوكروم تدل على أن الفيتوكروم يصاحب الأغشية . كما يعتقد أيضا أن الفيتوكروم يصاحب البلاستيدات الأولية للنباتات الشاحبة ظلامياً (etioplasts) وأغشية البلاستيدات الخضراء و البلازمالما Plasmalemma « الغشاء البلازمى » . وفى الحقيقة فقد اقترح بعض العلماء أن فعل Pfr يعتمد على مصاحبته مع الأغشية وتغيره لهذه الأغشية بمجرد تكوين Pfr . فقد دلت الملاحظات العديدة أن Pfr يصاحب الأغشية ولكن دوره فى هذا المستوى يحتاج إلى تجارب مستفيضة .

الفيتوكروم والاتزان الإيقاعى اليومى الداخلى الدائرى .

Phytochrome and Endogenous Circadian Rythms

فى ظاهرة الفترة الضوئية فإن المستويات النسبية من الفيتوكروم تكون هامة كدليل على فترة الإظلام ، وبالرغم من ذلك فإن العديد من التجارب تدل على أن التحول الداخلى للفيتوكروم ماهو إلا جزء فقط من تجسيد لميكانيكية قياس الزمن فى النبات وإحدى تلك النظريات العملية تدل بكيفية ما أن الفيتوكروم « خاصة مستوى Pfr » يعبر عن متى تحدث فترة الظلام التى تتفاعل مع الإيقاع الداخلى أو العمليات الدائرية النباتية . هذه

العمليات الإيقاعية المتزنة أو حفظ الوقت (الزمن) الدائرى الخلوى إلى Pfr ما هو إلا تجسيد وانعكاس للساعة البيولوجية « الحيوية » biological clock .

العديد من العمليات مثل زيادة أو عجز المكونات الأيضية وانقسام الخلايا ، والتحرك ناحية الضوء Phototaxis والتألق الإشعاعى البيولوجى bioluminescence وفتح وقفل الثغور وتحرك الورقة والنمو تحدث جميعها بإيقاع دائرى والتى تعكس تأقلم الكائنات للظروف البيئية الخارجية . هذه الإيقاعات الاتزانية الداخلية تعتمد أساساً على الدورة التقريبية عادة والتى تساوى من ٢٤ إلى ٢٦ ساعة لذلك فهى تسمى اليوم الداخلى endogenous Circadian « حوالى يوم أرضى » الإيقاعى الدائرى rhythms . يمكننا بسهولة ملاحظة فعل العديد من الإيقاع اليومى الدائرى والتى تحكم بالساعة البيولوجية . على سبيل المثال بعض النباتات التى تؤخذ من بيئاتها الطبيعية الدائرية للضوء والحرارة سوف تستمر فى إظهار الإستجابية الطبيعية الكيميائية والتغير التشكلى المورفولوجى تحت ظروف مخالفة تماماً للعوامل الدائرية الطبيعية التى كانت تعيش فيها وكما لو كانت تعيش تحت هذه الظروف الدائرية الطبيعية « للضوء والحرارة » وهذه المجموعة من النباتات قليلة جداً . إلا أنه عندما تعرض معظم الأنواع النباتية إلى مدى نظام متغير جديد لحث بيئى « الضوء مثلاً » فإن الساعة البيولوجية ربما يعاد تركيبها أو تكيفها مع الوقت لكى تتوافق مع النمط البيئى الجديد . هذه العملية تسمى « بالقطر » entrainment ولها القدرة الإختيارية التفضيلية فى الطبيعة وتدل على مرونة عملية ميكانيكية التأقت الزمنى . على سبيل المثال النظام الفيتوكرومى « بالأخص Pfr » له تأثير على نظام الساعة البيولوجية عند الزمن الذى فيه الساعة تكون على وجه الخصوص حساسة أو يمكن تعديله بسهولة . وكما أوضح بواسطة زيفرت Zeevaart (51) فإن تأثير مستوى Pfr على كل من نباتات النهار القصير والطويل يؤثر على الميكانيكية الزمنية من خلال فترة الظلام .

فى التجارب التى أجريت على الرُمْرَام (Chenopodium)[1] والإيبوميا (Pharbitis)[2] (23,51) اكتشف العلماء أنه يلزم مستوى أعلى نسبياً من Pfr ، خاصة خلال التأقت الضوئى ، فى الجزء الأول من فترة الظلام لكى يزهر نبات النهار القصير ، أما فى الجزء الأكبر من فترة الظلام فلا بد أن يكون مستوى Pfr منخفض أو غائب . وبالعكس

---

(١) يتبع العائلة الرمرامية Chenopodiaceae وينمو عديد من أنواعه فى العالم العربى وله أسماء محلية عديدة chenopo-dium كلمة يونانية تعنى قدم الوزة goose-foot كصفة لبعض أوراق أنواعه .

(٢) هذا الجنس هو جنس (Ipomaea L.) وله أنواع عديدة جدا تنمو فى العالم العربى وهو يتبع العائلة العلاقية Convolvulaceae وقد يعرف هذا الجنس عربيا باسم « ست الحسن » أو مَجْد الصباح .

فيبدو أن نباتات النهار الطويل تحتاج للاستمرار النسبى لوجود Pfr خلال فترة الظلام وبالأخص مستوى أعلى نسبياً خلال الجزء الأخير من فترة الظلام وذلك للتزهير الجيد .

من المناقشة السابقة لابد أن نفهم أن التحكم فى التزهير فى نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل لا ترجع ببساطة إلى التحول الداخلى لصبغة الفيتوكروم . بالإضافة إلى ذلك فكل من نباتات النهار الطويل ونباتات النهار القصير لها إيقاع داخلى للإحتفاظ بمستوى Pfr ، والتى تنظم إستقبال وتحويل وترجمة الإشارة الضوئية من البيئة إلى إشارة بيوفسيوكيميائية أخرى ، مثل تخليق وتمثيل هرمونات التزهير . ونحن لا نستطيع فى هذا المقام أن نغطى التجارب الواسعة التى أجريت والتى تناولت بالتعقيد تلك العملية الغامضة حتى الآن للساعة البيولوجية ، وعلى الطالب أن يطلع على تلك المقالات الممتازة وخاصة ماكتبه هلمان Hillman فى هذا الموضوع (13,23,34,44) .

هرمونات التزهير والجبريلينات Flowering Hormones and Gibberellins

عندما نتمعن تلك الأبحاث المبكرة فلابد أن نهتدى إلى الإعتقاد أن هناك عامل « أو عوامل » تزهيرية تنتج فى الأوراق المحثة ضوئياً وتنتقل بسهولة نسبية إلى البراعم . إشتغل كاجلاكجان Cajlachjan فى عام ١٩٣٦ على المنشئات الزهرية الأولية ، وقد أطلق (إصطلاح) فلورجين florigen (أى عامل التزهير) على ذلك الهرمون التزهيرى الذى لم يحدد ولكنه افترض وجوده فى النباتات المستحث أوراقها ضوئياً .

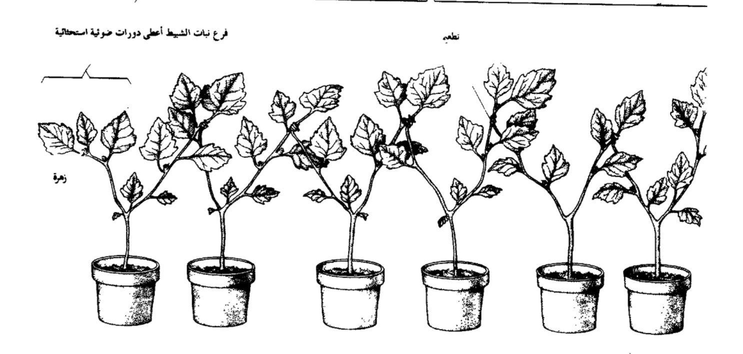
ومن التجارب المدهشة المؤكدة لوجود الفلوروجين والمبرهنة على يسر إنتقاله جاءت من تلك الملاحظات المبكرة على سلسلة تطعيم فرعين من نباتات الشبيط فى سلسلة من النباتات (36) ،فلو أن الفرع الأخير من تلك السلسلة قد أعطى فترة الإستحثاث الضوئية فإن تعريض هذا الفرع فقط يسبب تزهير جميع النباتات تعاقبياً والتى تم تعريضها لفترات دائرية لاإستحثائية (شكل ٢١ - ١٠) .

وأيضاً من التجارب المدهشة حقاً تلك التى قام بها زيفارت Zeevaart (50) والتى قام فيها بتطعيم نباتات نهار قصير على نباتات نهار طويل والعكس بالعكس .. عندما قام بتطعيم السيدم (Sedum spectabile)[1] « نبات نهار طويل » على نبات الكلانكوى

---

(١) يتبع هذا النبات عائلة الحى علم Crassalaceae وهو نبات عصارى وقد يعرف هذا النبات عربيا « بالحى علم » وكلمة se-dum هى كلمة لاتينية تعنى المرطب وهناك أنواع عديدة من هذا الجنس تنمو فى الوطن العربى تحت أسماء دارجة عديدة أما كلمة spectabile فهى تعنى الذى يستحق المشاهدة أو الذى يسترعى النظر وهو ينمو بين الصخور .

Kalanchoe blossfeldiana)[1] « نبات نهار قصير » فإن السيدم يزهر تحت ظروف النهار القصير . وعندما قام بتطعيم نبات النهار القصير الكلانكوى على نبات السيدم ذى النهار الطويل فإن الكلانكوى يزهر تحت ظروف النهار الطويل . وقد أوضحت أيضاً تجارب هدسون وهامنر Hodson and Hamner(24) أن مستخلصات الشبيط المزهر يمكنها إستحثاث التزهير فى عدس الماء ، ولكن تلك المستخلصات من الشبيط لا يمكنها إحداث هذا الإستحثاث . وتدل تلك التجارب على أن الفلوريجين ليس نوعاً معيناً لكل نوع نباتى على حدة أى أنه ربما يكون عام فى التركيب أو على الأقل فى الصفات بين الأنواع النباتية المختلفة ذات النهار الطويل والقصير معاً ، ولهذا السبب فمن المعتقد أن الفلوريجين لابد أن يُعزل فى يوم من الأيام وتحدد صفاته . والأهمية الإقتصادية لهذا الكشف المتوقع سوف تكون غير محدودة وواسعة جداً .



شكل ٢١ – ١٠:إنتقال هرمون التزهير . فرع واحد من نبات الشبيط ذو فرعين يطعم فى سلسلة تعاقبية مع خمس نباتات أخرى من الشبيط . أعطى الفرع الأول فقط دورة ضوء إستحثاثية بينما الأفرع الأخرى جميعها قد تعرضت لدورات ضوء غير إستحثاثية . إلا أن جميع النباتات قد أزهرت .

---

(١) يتبع هذا النبات أيضاً عائلة الحى علم واسم الجنس Kalan-choë محرف عن اللغة الصينية – وهو من نباتات الزينة التى تزهر فى الشتاء داخل المنازل وقد أدخله إلى الزراعة كنبات زينة Robert Blossfeld ولذلك استمد اسم النوع من هذا الرحال وذلك من مدغشقر .

منذ تلك التجارب المبكرة وما تلاها من تجارب والفكرة السائدة أن الفيتوكروم هو المتفاعل الضوئى Photoreactor أى الوسيط المنتج للفلوريجين فى الأوراق والذى ينتقل بالتالى إلى المرستيمات الخضرية وينشط تحويلها إلى مرستيمات زهرية . ونتيجة لهذا المفهوم فقد نشطت مجموعات من الباحثين فى الخمسينات وأوائل الستينات من هذا القرن فى محاولات لعزل وتحديد الفلوريجين . وبالرغم من أن جميع المحاولات قد فشلت حتى اليوم إلا أنه توجد بعض الدلائل على أن الفلوريجين لابد أن يكون من مركبات أيزوبرينويد أو من مشابهات الإستيرولات Isoprenoid or Steroidlike . إلا أن الأبحاث التى قادت إلى هذا الإعتقاد لم تستكمل بعد على أى حال ، فعلى سبيل المثال أظهرت مستخلصات من عدس الماء (31) والشبيط (32) نشاط فلوريجينى ولكن لم ينتج عنها مركب محدد .

وحتى الآن فى مناقشاتنا على التأقت الضوئى فقد تجاهلنا دور الجبريلينات فى التزهير . وكما شُرح فى الفصل السابق من أن إضافة الجبريلين إلى معظم نباتات النهار الطويل يسبب تزهير تلك النباتات والتى وضعت تحت ظروف الدورات اللا إستحثاثية . وعلى الرغم من ذلك فإن الجبريلين لا يقترح ولا حتى يفترض أنه هرمون التزهير أو على الأقل لا يسبب التزهير مباشرة ، وهناك برهانين على ذلك . الحث الزهرى بطول النهار والإستحثاث الجبريلينى لنباتات النهار الطويل مختلفة . أولاً فى نباتات النهار الطويل المستحثة ضوئياً فإن تكشف المنشئات الزهرية الأولية يحدث مباشرة مع إستطالة الساق « الشمراخ النورى » (12) ، أما الحث الجبريلينى للتزهير فإن الشمراخ النورى « الساق الحاملة للأزهار » والمعروفة بإسم « الحنبوط bolting » تسبق فى إستطالتها قبل ظهور أى منشئات زهرية أولية « أنظر 34 » ، لذلك فقد إستنتج أن الجبريلين يُحفز النمو والتكشف الذى يكمل احتياجات تكشف الأزهار وإنمائها . وقد أوضح كليلاند وزيفارت Cleland and Zeevaart (12) بالبرهان أن فكرة الحنبطة والتزهير عمليتان منفصلتان ولكن بعض الشيء متلازمتان . وبإستخدام الآمو Amo 1618 كمثبط لتمثيل الجبريلين وجد أنه بالرغم من أن الحنبطة تثبط بالفترة الحثية لنبات النهار الطويل (Silene armeria)[1] بينما الإزهار لايثبط . لذلك فالإرتباط بين العمليتين ليس أساسياً للتزهير . وأيضاً الجبريلين لا يشجع التزهير فى نباتات النهار القصير فى الدورة غير الحثية .

قام كاجلاكجان Cajlachjan (10) بتقدير وقياس الكمية الفعلية لمستوى الجبريلين فى

---

(١) يتبع هذا النبات العائلة القرنفلية Caryophyllaceae وكلمة (Silene L.) كلمة يونانية تعنى اللعاب Solivo نسبة إلى بعض خواص الساق والكأس . وتنمو بعض أنواعه فى الوطن العربى تحت أسماء دارجة متعددة .

الأوراق لكل من نباتات النهار القصير والطويل نمت تحت ظروف دورات ضوئية استحثائية وقد دلت نتائجه أن محتوى الجبريلين أعلى تحت ظروف النهار الطويل بصرف النظر على انتهائية النبات المستخدم بالنسبة لطول فترة التأقت الضوئى .

أعلن كاجلاكجان Cajlachjan نظريته التى تفترض أن هناك ارتباط بين الجبريلين بهرمون التزهير فى الاستجابة للفترة الضوئية للتزهير (9) . وقد اقترح أن هناك خطوتين تدخلان فى عملية التزهير ، الأولى وسطية mediated بواسطة الجبريلين والثانية بواسطة واحد أو أكثر من عوامل التزهير تسمى الأنثيسينات anthesins والجبريلين والأنثيسينات تكون الفلوروجين الحقيقى . وطبقاً لاعتقاده ، فإن نباتات النهار الطويل تحت ظروف دورات غير إستحثائية تحتوى على كمية كافية من الأنثيسينات ولكن لا تحتوى على كمية كافية من الجبريلين . وهذه الحالة تنعكس فى نباتات النهار القصير فى الدورات الغير إستحثائية – فالجبريلين عالى أما الأنثيسينات فهى منخفضة . هذه النظرية تتمشى مع التشجيع التزهيرى عندما يضاف الجبريلين إلى نباتات النهار الطويل فى الدورات غير الاستحثائية ، كما أنها تتمشى مع التأثير المتعادل عندما يضاف الجبريلين إلى نباتات النهار القصير المعرضة لدورات غير إستحثائية . إلا أن هذه النظرية مازالت فى حيز التأمل والتمعن وحتى تتاح الفرص التجريبية العميقة فى المستقبل .

أسئلة

٢١ - ١ عرف الإصطلاحات التالية – المستقبل الضوئى Photoreceptor التأقت الضوئى Photoperiodism – الإستجابية للفترة الضوئية Photoperiodic response .

٢١ - ٢ إشرح المساحات الرئيسية لمعلوماتنا عن عمليات التحكم الضوئى التى أمدتنا بها دراسات جارنر وآلارد Garner and Allard .

٢١ - ٣ تبين لنا أن نباتات النهار الطويل الزهرية من الأفضل والأسلم أن تسمى بنباتات الليل القصير الزهرية . لماذا؟

٢١ - ٤ ماهى أهمية فترة الإظلام للتزهير؟ وهل الفترة الضوئية هامة أم لا ؟

٢١ - ٥ إشرح بعض الملاحظات المبكرة التى قادت إلى إكتشاف وعزل الفيتوكروم .

٢١ - ٦ إشرح العمل الفعلى للضوء والظلام على إنبات بذور الخس ، وما هو دور الفيتوكروم ؟ وأى صوره النشطة فسيولوجياً تكون ؟ وما هى الإستجابة لنقص صورة Pfr خلال التعرض للإظلام ؟

٢١ - ٧ لماذا تؤدى إستمرارية الضوء الأحمر إلى نقص مستوى الفيتوكروم فى نباتات الشحوب الظلامى الاستطالى ؟

٢١ - ٨ إشرح الدور المحتمل للترابيرول كروموفور Tetrapyrrole Chromophore والبروتين لجزىء الفيتوكروم .

٢١ - ٩ ما هى العلاقة بين طول النهار الحرج فى النبات وحالة صبغة الفيتوكروم ؟

٢١ - ١٠ عدد مع الشرح الإستجابيات المورفولوجية والتى تخضع لتحكم الفيتوكروم – وهل يستطيع تفاعل أولى للفيتوكروم أن يؤثر فى الإستجابيات المتباينةالتى ترجع إلى الصبغة ؟

٢١ - ١١ اشرح الاصطلاحات التالية ، الاتزان الإيقاعى اليومى Circadian rhythm (القطر) ,entrainment ، الساعة البيولوجية biological clock .

٢١ - ١٢ اشرح الأفكار التى أمدتنا لإستيضاح كل من التنظيم المتحكم فى التزهير بواسطة الفيتوكروم والفلوريجين وحمض الجبريليك .

٢١ - ١٣ عدد الصبغات فى النبات والهامة فى نموه وبقائه . وما هو الدور أو الوظيفة المتوقعة لكل صبغة أو مجموعة صبغات ؟

٢١ - ١٤ صورة الفيتوكروم Pfr لها نصف عمر أقل قليلاً من ٢ ساعة كيف تكونت هذه الحقيقة الهامة فى فعل الفيتوكروم بمقارنتها بنصف العمر القصير للصبغات الأخرى ؟

قراءات مقترحة

Black, M. 1969. Light controlled germination of seeds. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:193–217.

Borthwick, H.A. 1972. History of phytochrome. In K. Mitrakos and W. Shropshire, Jr., eds., *Phytochrome*. New York: Academic Press.

DeGreef, J., ed. 1980. *Photoreceptors and Plant Development*. Antwerp: Antwerpen Univ. Press.

Feldman, J.F. 1982. Genetic approaches to circadian clocks. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:583–608.

Holmes, M.G., and H. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254:512–514.

Holmes, M.G., and H. Smith. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. *Photochem. Photobiol.* 25:551–557.

Holmes, M.G., and E. Wagner. 1980. A re-evaluation of phytochrome involvement in time measurements in plants. *J. Theor. Biol.* 83:255–265.

Marmé, D. 1977. Phytochromes: membranes as possible sites of primary action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:173–198.

Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones.* New York: Springer-Verlag.

Pratt, L.H. 1982. Phytochrome: the protein moiety. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:557–582.

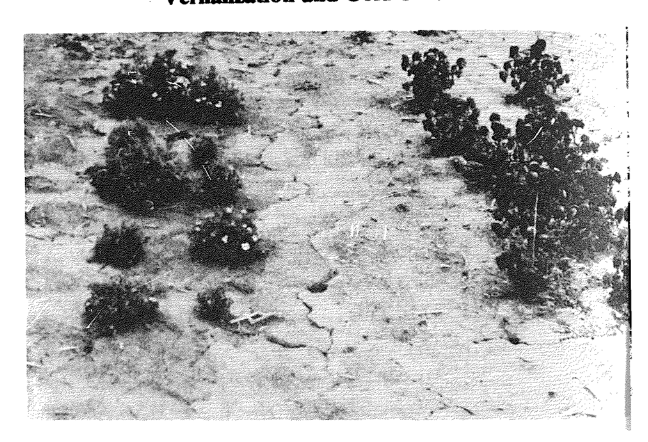
Schopfer, P. 1977. Phytochrome control of enzymes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:223–252.

Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:481–518.

الفصل الثاني والعشرون

الارتباع وتحمل البرودة

Vernalization and Cold Tolerance[1]



نوع القرنفل (Dianthus barbatus)[2] المسمى انجليزياً بسويت ويليامز (Sweet Williams) المُتحمل للبرودة Cold-tolernat مزهر في الحقل في أواخر الخريف . على اليمين صنف الأستر Aster[3] (Callis tephus) المسمى دوارف كوين dwarf Queen الذى لا يتحمل البرودة Cold-intolerant .

مهداة من Courtesy of Chiko Haramaki, The Pennsylvania State University

(١) كلمة vernalization هي ترجمة للكلمة الروسية yarouizatoiya وهي تعني تهيئة النبات لظروف الربيع وخير ترجمة عربية لها هي الارتباع نسبة إلى الربيع ، ويبدو أن أول من أطلقها هو العالم الروسي Lysenko

(٢) Dianthus كلمة يونانية من شقين Dian- thus ومعناها زهرة جُوبيتر – Jove إله الآلة عند قدماء الرومان – أما كلمة barbatus أي المُلتحي أي له لحية ، وهذا النوع من القرنفل يسمى انجليزياً بـ سويت ويليامز أي وليامز الحلو وبالطبع يتبع القرنفل العائلة القرنفلية Caryophyllaceae.

(٣) هذا النبات هو (Callistephus chinensis) (وكان يسمى قديما Aster chinensis L.) وهو من نباتات الزهور ويتبع العائلة المركبة Compositae (الاسم الجديد لهذه العائلة هو عائلة الأستر (Asteraceae) وبهذه المناسبة فإن كلمة Callis- tephus هي يونانية وتعني التاج الجميل نسبة وتورية للإشارة إلى صفات الثمرة البرة Achene .

لا تزهر جميع النباتات عندما توضع تحت ظروف الفترة الضوئية المناسبة والصحيحة ، ففى العديد من النباتات تؤثر درجة الحرارة على إنشائية وإنمائية التراكيب التكاثرية . فى النباتات الحولية يبدأ النمو الخضرى فى الربيع وتنمو الأزهار فى الصيف وتنتج الثمار والبذور فى الخريف[1] . وتأثير درجة الحرارة على تزهير النباتات الحولية يكون ثانوياً بالنسبة لتأثير الضوء ، حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العمليات الأيضية أكثر منه تأثير على تحفيز الأزهار .

أما بالنسبة لذوات الحولين Biennials فتظهر حالة مخالفة تماماً لذوات الحول الواحد ، حيث تظل نباتات ذوات الحولين فى حالة خضرية فى موسم النمو الأول ، ثم بعد تعرضها لدرجة حرارة الشتاء الباردة والتى تستمر لفترة طويلة فإنها تزهر فى موسم النمو الثانى ، وبدون التعرض لدرجة الحرارة الباردة فإن معظم هذه النباتات لا بد أن تظل فى حالة خضرية مطلقة ولا تزهر ، إلا أنه بتعريضها لفترة طويلة من البرودة والتى يعقبها فترة ضوئية مناسبة فإن النباتات المحتاجة إلى برودة سوف تزهر ، حيث أن فترة البرودة أساسية ومحققة وواضحة عندما نرى فى معظم نباتات ذوات الحولين أن المعاملة الصناعية (artificial) بالبرودة والذى يعقبها الفترة الضوئية ودرجة الحرارة المناسبتان سوف تؤديا إلى إزهار هذه النباتات فى موسم النمو الأول وعلى ذلك يمكن جعل نباتات ذوات الحولين تزهر فى نفس موسم النمو الأول كما لو كانت نباتات ذوات حول واحد . شو آرد Chouard (4,5,6) حدد الاصطلاح المستخدم لوصف هذه الظاهرة « بالتحصيل الحرارى » ''acquisition'' أو إسراع القابلية للتزهير بالمعاملة بالبرودة Chilling treatment إلا أن تطبيق فكرة الارتباع دون استنتاج الرأى العلمى قد وضعت محل التطبيق لعدة سنوات من قبل (44) . فقد أدرك مُنَمى النباتات Growers ، بعضهم عن علم والبعض الآخر عن غير علم ، حقيقة أن بعض النباتات تحتاج إلى فترة برودة لكى تزهر . فى عام ١٩٤٠ أورد ملك كينى Mc Kinney (44) فى استعراضه عن موضوع الارتباع التقرير الذى قدمه كليبرت Klippart عام ١٨٥٧ إلى اللجنة الزراعية الحكومية فى أوهايو Ohio State Board of Agriculture والذى أوضح فيه تطبيقات الارتباع وهذا التقرير كما أورده ملك كينى Mc Kinney هو كما يأتى :

---

(١) بالطبع ينصب هذا الحديث على الحوليات التى تنمو فى المنطقة المعتدلة الشمالية ولا ينطبق هذا المفهوم على الحوليات التى تزرع فى الخريف وتنمو خضريا فى الشتاء وتزهر وتثمر فى الربيع وهو ما يطلق عليها الحاصلات الحولية الشتوية . أما المفهوم الذى ذكر هنا فقد ينطبق إلى حد ما على الحوليات الصيفية عندنا .

« لكى يتحول القمح الشتوى إلى قمح ربيعى فلا شىء يلزم أكثر من سوى أن القمح الشتوى لا بد أن يسمح له بالإنبات الطفيف فى الخريف أو الشتاء دون أن يسمح له بالنمو الخضرى وذلك بالحرارة المنخفضة أو بالتجميد حتى يتم زراعته فى الربيع . ويجرى ذلك فى العادة بنقع وترزيع البذور وتجميدها وهى على هذه الحالة ويحتفظ بها مجمدة حتى يأتى موسم النمو فى الربيع . لا بد أن يؤخذ فى الاعتبار شيئان فقط ، هما الإنبات والتجميد . ومن المحتمل أن القمح الشتوى يزرع متأخراً فى الخريف فقط لكى ينبت فى التربة دون أن ينمو ، ولا بد أن ينتج الحبوب كما لو كان قمح ربيعى لو زرع فى أبريل (الربيع) بدلاً من سبتمبر (الخريف) . والتجارب التى تحول القمح الشتوى قد قوبلت بنجاح كبير حيث أنها تُبقى على العديد من مميزات الجودة الأصلية للقمح الشتوى وتنتج معدل ٢٨ بوشل bushel[1] للآكر acre[2]» .

ومنذ تقرير كليبرت klippart فقد تتابعت دراسات عديد من الباحثين الْمِنْهاجية المتتالية عن تأثير درجات الحرارة على التزهير . وفى عام ١٩٣٩ م أطلق ميلشرس Melchers (48) اصطلاح « الارتباعين »[3] "Vernalin" لعامل النشاط الافتراضى والذى يعتقد أنه يتراكم خلال الارتباع . وأخيراً بعد أن عرفت الجبريلينات كهرمونات نباتية سائدة ، فقد ضمت وأدخلت إلى عملية الارتباع . ولهذا السبب سوف نرى فيما بعد أن بعض العلماء يعتبرون الجبريلينات و « الارتباعين » Vernalin هما شىء واحد ومادة واحدة .

الارتباع والتزهير Fernalization and Flowering

نستطيع أن نؤكد أن الارتباع فى حد ذاته لا يحفز التزهير ولكنه فقط يُجهز ويُعد النبات للتزهير ، فتأثير الارتباع على التزهير يمكن أن يختلف مع تأثير الفترة الضوئية photoperiod ، فالدورة التعاقبية الضوء تشجيعية photoperiodic inductive cycle ليست فقط تُعد وتُجهز النبات للتزهير ولكنها تُنشىء الأزهار . والتجارب الكلاسيكية العلمية

---

(١) البوشل bushel مِكيال انجليزى للحبوب = ٨ جالون ، والجالون = ٤,٥٥ لتر .

(٢) الآكر acre = ٤٠٠٠ م^2

(٣) ارتأينا أن نعبر عن عامل (هرمون مفترض) الفرنالين « بالارتباعين » أسوة بما هو متبع مع باقى الهرمونات النباتية مثل الأوكسين والجبريلين والكينيتين إلخ .

التى اختصت الارتباع قد أجريت وأقيمت على كل من السكران henbance (Hyoscymus niger)[1] والشيلم Petkus rye (Secale cereale)[2]، وعلى ذلك فسوف نركز مناقشتنا على هذين النباتين .

السكران Henbane (Hyoscyamus niger)

فى العادة يتم التحكم وراثياً فى الاستجابة لدرجات الحرارة المنخفضة . وهذه الحالة تظهر مع السكران حيث ينتج طرازين هما الطراز الحولى والطراز ذو الحولين . وبالطبع فإن الطراز الحولى ينتج أزهاره فى موسم واحد ، أما الطراز ذو الحولين فإنه يحتاج إلى برودة الشتاء قبل أن يزهر فى الموسم الثانى للنمو . ومن المحتمل أن الميكانيكية اللازمة لإنشاء التغيرات الكيميائية اللازمة للتزهير تكون غير ذى فاعلية فى السكران ذو الحولين وربما تستبدل هذه المعاملة بالبرودة . والسكران ذو الحولين هو نبات نهار طويل ، مشابهاً فى ذلك ذو الحول الواحد ، حيث يظل فى حالة نمو خضرى تحت ظروف النهار القصير دون أى اعتبار لدرجات الحرارة التى يتعرض لها .

ويُظهر السكران ذو الحولين استجابة نوعية(qualitative respeonse) للبرودة – وهذا يعنى ما لم يتعرض للحرارة المنخفضة لفترة محددة من الزمن فسوف يظل فى حالة خضرية كاملة . إلا أنه بعد أن يصل النبات إلى طور التّورد د(rosette stage)[3] ويكون على الأقل عمره عشرة أيام فيمكن ارتباعه (Vernalized) وبالتالى يزهر فى موسم نمو واحد ، بعد إمداده بالفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة . ويبدو أن عمر عشرة أيام وطور التورد لازمان وضروريان للاستجابة للمعاملة بالبرودة للسكران (5) . شكل ٢٢ – ١ يوضح الاستجابة التزهيرية للسكران ذو الحولين الصميم للمعاملة بالبرودة . ربما نرى ونلاحظ فى شكل ٢٢ – ١ احتياجات السكران للفترة الضوئية الصحيحة والمناسبة للتزهير .

---

(١) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أنه من العائلة الباذنجانية Solanaceae ، وكلمة Hyoscy-amus هى كلمة يونانية من شقين تعنى فول الخنزير hog bean لافتراض أنه سُم للخنزير suppose to poison swine أما كلمة niger فهى تعنى الأسود أو الزنجى وهذا النبات ينمو برياً فى العديد من الدول العربية .

(٢) سبق لنا التعريف بهذا النبات إلا أننا نضيف هنا أن اسم الجنس العلمى Secale هو تسمية لاتينية قديمة لبعض الحبوب أما اسم النوع cereale فهو يعنى المختص بالزراعة أو المُنزرع وهذا النبات بالطبع يتبع العائلة النجيلية Gramineae ولكن الاسم الحديث لهذه العائلة هو Poaceae أى عائلة جنس poa وكلمة poa تعنى حشيشة المراعى ولذلك فإننا نرى أن خير تسمية عربية لهذه العائلة طبقاً للتسمية الجديدة هى أيضا العائلة النجيلية ولا يعنى هذا أنها عائلة جنس , النجيل Cynodon لأن كلمة نجيلية عربياً تعنى كل نباتات المراعى التى تتبع هذه العائلة .

(٣) طور التّورد أو الشكل المتورد هو النمو الخضرى الكامل لعدد من النباتات المتباينة النوع حيث تخرج الأوراق من سلاميات قزمية متقاربة تعطى النبات مظهر الأوراق المتجمعة ويكون الساق قزمى للغاية وعند خروج شمراخ فى النورة يستطيل الساق حاملاً النورة .

الشيلم الشتوى (Secale cereale) (Petkus Winter Rye)

كما هو الحال فى السكران فيوجد أيضاً سلالتان من الشيلم ، السلالة الربيعية والسلالة الشتوية (spring and winter Pethkus ray strains) . السلالة الربيعية هى نبات حولى مُتَورد صميم ، ويزهر ويُثمر فى موسم نمو واحد . أما السلالة الشتوية فهى نبات ذو حولين متورد صميم ، يظل فى حالة خضرية خلال موسم النمو الأول ثم بعد ذلك يزهر ويُثمر بعد تعرضه لفترة طويلة لحرارة الشتاء الباردة . وهذه السلالة الشتوية عندما تُرتبع (vernalized) فإنها تشبه السلالة الربيعية فى كل شيء (51) .

وعلى الرغم من أن كلاً من الشيلم الشتوى والسكران نباتات ذو احتياجات من البرودة ، إلا أنهما يختلفان فى عديد من الأوجه فى استجاباتهما للمعاملة بالبرودة

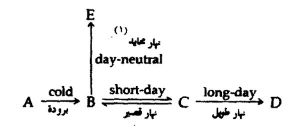
	نهار طويل	نهار قصير
لم يوضع تحت ظروف البرودة		
وضع تحت ظروف البرودة		

شكل ٢٢ – ١ : استجابة السكران ، وهو نبات نهار طويل ، لمختلف المعاملات بدرجات الحرارة وطول الفترة الضوئية .

البيانات عن : From data of G. Melchers and A. Lang. 1948 Biol. Zentr. 67:105. Redrawn from Principles of Plant Physiology by J. Bonner and A.W. Galston. W.H. Fremman and Company. Copyright © 1952.

فالشيلم الشتوى ربما يُرتَبع فى طور البذرة (54) ؛ إلا أن السكران لا بد أن يكون عمره عشرة أيام ويكون فى الطور المتُورد . الشيلم الشتوى لا يتشابه مع السكران من حيث أنه ليس له احتياجات ملزمة من حيث الارتباع . فتحت الإضاءة المستمرة سوف يُخرج الشيلم الغير مُرتبع نوراته (head) بعد ١٥ أسبوع . إلا أنه لو أُرْتُبع فإن النورات تخرج بعد ٧,٥ أسبوع – حوالى نفس الزمن الذى يحدث فيه التزهير فى صنف الوادى الربيعى (spring valley) تحت ظروف استمرار الإضاءة . وعلى ذلك فإن الإرتباع فى الشيلم الشتوى يعمل على تقصير الزمن الذى يقطعه النبات حتى التزهير وليس للارتباع لزوم كامل أو مطلق (15) . وأخيراً ، يختلف الشيلم الشتوى عن السكران من حيث أن « المحفز الارتباعى » "Vernalization stimulus" بمجرد وصوله ، لا ينتقل عبر منطقة اتحاد الطعم[1] graft union .

أوضح العلماء تخطيطات نظرية افتراضية لتوضيح مغزى وفهم الاتجاه الذى يقترب من تلك الأبحاث على الارتباع[2] . وقد رسمت بيرفس Purvis (51) ، عالمة النبات التى قدمت لنا توضيحات لفهم عملية الارتباع ، إحدى صور هذه المخططات لشرح التزهير فى نباتات الحبوب Cereal . وعلى الرغم من أن هذا المخطط قد تم نشره منذ أكثر من عشرين عاماً مضت[3] ، إلا أنه ما زال يمدنا بالعمل الافتراضى ، وهو مثل جيد فى الاعتقاد اللازم للعلماء عندما يحاولون أن يوضحوا ميكانيكيات الظواهر الطبيعية . وهذا التخطيط الذى إرْتُسم للتزهير فى نباتات الحبوب كما يلى :



(١) بالطبع فى تجارب grafting أى أنه يتراكم ولا يستطيع أن يعبر عبر منطقة التطعيم بين نباتين أحدهما أرتبع والآخر لم يُرتبع .

(٢) على وجه الدقة ما زلنا لا نعرف إلا القليل جداً عن ميكانيكية الارتباع وأثرها على عملية التزهير وجميع التوضيحات هنا مازالت افتراضات نظرية .

(٣) قدمت بيرفس هذا التخطيط عام ١٩٣٤ أى منذ أكثر من خمسون عاماً وليس منذ أكثر من عشرون عاماً كما جاء هنا .

فى هذا التخطيط فإن B هى بعض المركبات التى ما هى إلا جزء من نظام التفاعلات التى تعود إلى التزهير ، ونظام التفاعلات من B إلى D يكون تحت تأثير تحكم الفترة الضوئية ، ومن المحتمل أنه يؤدى إلى تخليق هرمون التزهير floral hormones . ففى الشيلم الربيعى فإن B إما أن تكون موجودة فى الجنين أو تنتج من A تحت تأثير درجات الحرارة العادية . إلا أنه فى الشيلم الشتوى فإن إنتاج B يُثبط ولكن هذا التثبيط لا يكون كلياً أو مطلقاً ، حيث يتراكم عند معدل قليل مع نمو النبات ، والتعريض لدرجات الحرارة المنخفضة يسرع من إنتاج B فى الشيلم الشتوى .

وقد قدمت برفس Purvis سببين عن سبب اعتقادها أن B تتراكم حتى تحت تأثير درجات الحرارة العادية . السبب الأول هو حدوث التزهير تحت تأثير الإضاءة المستمرة بالرغم من غياب المعاملة بالبرودة . والثانى أنه بالرغم من أن الأنواع التى تُظهر احتياجات مطلقة للارتباع (على سبيل المثال السكران) بمجرد ارتباعها سوف تظل كما لو كانت النباتات قد وضعت تحت تأثير فترة ضوئية تعاقبية غير مناسبة . وهذا يعنى أن وجود B ثابت ودائم حتى يعاد وضع النبات تحت تأثير الفترة الضوئية التعاقبية المناسبة ولا يتم تخفيفه (diluted) بالنمو الخضرى والذى يأخذ طريقه خلال وقت تعريض النباتات إلى الفترة الضوئية التعاقبية غير المناسبة . قد لُوحظ وجود B فى الشيلم بواسطة بيرفس Purvis (51) ، وفى السكران بواسطة لانج وميلشرز Lang and Melchers (39) . وفى الحقيقة قد أُقترح أن B بمجرد إنتاجه بالارتباع يتزايد بدون مزيد من المعاونة والمساعدة من درجة الحرارة المنخفضة .

والتفاعل من B إلى C إلى D يخضع لسيطرة الفترة الضوئية . والتفاعل من B إلى E (مركب تكوينى ورق) ، هو نهار محايد (day-neutral) ويحدث عند المعدلات المثلى عندما يُمنع أو يثبط التفاعل من B إلى C . وفى المخطط الذى وضعته بيرفس Purvis فإن D توضح هرمون التزهير أما C فهى المركبات الوسطية التى تستطيع إنشائية الأطوار الأولى فى إنشائية الأزهار . فى الشيلم الربيعى أو فى الشيلم الشتوى المرتبع فإنه يوجد تراكم عالى للـ B . وتحت تأثير الإضاءة المستمرة فإن B تكون بطيئة فى التحول إلى C ، والتى تعنى تحولها السريع إلى D ، أى هرمون التزهير . وباستمرار سحب C لتكوين D تحافظ

---

(١) نهار محايد day- neutral يعنى أنه لا يوجد تأثير لطول الفترة الضوئية اليومية وكلمة day هنا لا تعنى اليوم الذى يتعاقب فيه الليل مع النهار والذى يتكون من ٢٤ ساعة ولكن المقصود هنا هو طول النهار وقد سبق شرح هذا الموضوع فى فصل سابق .

وتجعل تفاعل B إلى C إلى D سائر ، بالرغم من وجود الاستمرارية فى الإضاءة غير المرغوب فيها على تفاعل B إلى C . وأخيراً فإن D تصل إلى المعدل الحرج وينتج الإزهار .

تحت ظروف النهار القصير فإن تفاعل C إلى D يُثبط ، وبالتالى تدفع التفاعل العكسى ، C إلى B إلى E إلى الحدوث وتحفظ النبات تحت الحالة الخضرية . وهذه الحالة سوف تظل حتى التفاعل المثبط C إلى D وفى النهاية تنتج الكمية الحرجة من D اللازمة لإنشائية منشآت الأزهار . وتحليل هذا التخطيط سوف يُظهر لماذا الشيلم الربيعى هو نبات نهار طويل ولماذا الشيلم الشتوى المرتبع يشابهه .

بعض الأوجه الأكثر أهمية فى دراسة الارتباع فى الشيلم والسكران والنباتات التى لها ارتباط بهذا الموضوع هى : مكان الارتباع site of vernalization ، وتبعية الارتباط على درجة الحرارة وفترة التعرض dependence on temperature and duration of exposure ، وانتقال الارتباع بتجارب التطعيم transmission of vernalization by grafting experiments ، وعامل العمر age factor ، وانعكاس الارتباع devernalization ، وإحلال الجبريلين محل المعاملة بالبرودة substitution of GA for the cold treatment . وسوف نشرح هذه الأوجه بتفاصيل أكثر .

مكان الارتباع Site of Vernalization

التجارب التى أجريت على مختلف النباتات المحتاجة إلى البرودة والتى تضمنت السكران قد أوضحت بقوة أن مكان الارتباع هو مناطق النمو . وقد ظهر هذا بتجارب الحرارة المنخفضة عل أماكن أجزاء النبات المختلفة فى : الكرفس Celery (8) – البنجر (7) beets – والكريزنتيم (الأراولة) Chrysanthemum (57) . أوضح ميلشرز Melchers نتيجة لتجاربه على تطعيم سلالتا السكران الحولية وذات الحولين أن قمة الساق stem apex هى جزء النبات المستجيب بصفة أساسية للمعاملة بالبرودة (46, 47) . يبدو أن قمة الساق هى المكان المُدْرك للارتباع ، حيثْ ينتقل المُحفز stimulus إلى الأجزاء الأخرى من النبات . وجد شُواب Schwabe (57) فى الكريزنتيم أن حفظ القمة تحت

ظروف الحرارة المرتفعة وباقى النبات إلى البرودة فإن النتيجة هى عدم التزهير . بالإضافة إلى ذلك فقد لاحظت بيرفس Purvis (51,52) أن القمم المقطوعة dissected apices والمنفصلة عن الأجنة المنقوعة والمتشربة للسكروز والمعادن يُمكن ارتباعها .

وجد فيلنسيك Wellensiek أن القمم النامية هى المكان الوحيد المُدرك للارتباع والتى تتصدى اه فقد أوضح هذا العالم أن كلا من الأوراق والجذور المفصولة من نبات الليوناريا (Lunaria biennis)[1] لها القدرة على أن ترتبع (67,68) ، فلو أن هذه الأجزاء المفصولة قد أُمِدت بالبرودة فإن النباتات التى تتكون من هذه الأجزاء المفصولة سوف تُزهر . وقد استنتج فيلنسيك Wellensiek من تجاربه أن تقسيم وفصل الخلايا ضرورى لإدراك الارتباع وليس هناك أهمية للمكان المدرك للارتباع . والبيانات الأحدث التى حصل عليها فيلنسيك Wellensiek (69) على الارتباع للأوراق المفصولة قد دُونت فى جدول ٢٢ – ١ . ولا بد أن نتذكر وندرك مدة المعاملة بالبرودة وعمر الورقة حيث أنهما عاملين هامين فى الاستجابة للتزهير .

جدول ٢٢ – ١ . النسبة المئوية للإزهار على النباتات المتكونة من العقل الورقية لنبات الليوناريا (Lunaria biennis) والمأخوذه من الأمهات لخمسة أعمار بعد المعاملة بالبرودة خلال خمس فترات.مصدرها : Source: From S.J. Wellensiek. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. Plant Physiol. 39: 832.

عمر نباتات الأمهات (بالأسابيع)	المعاملة بالبرودة (بالأسابيع)				
	0	8	12	16	20
6	0	0	0	0	3.6
8	0	0	0	0	21.4
10	0	0	0	7.1	25.0
12	0	0	12.5	40.7	40.6
14	0	0	7.5	18.4	40.0

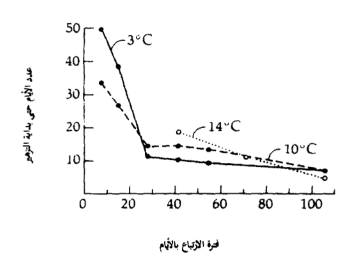
(١) يتبع هذاالنبات العائلة الصليبية Cruciferae (العائلة الخردلية Brassicaceae) واسم النبات الإنجليزى Moon wort وربما يمكن تعريبه عربيا بكرنب القمر ذو الحولين حيث أن كلمة Luna تعنى القمر أما biennis فهى تعنى ذا الحولين وهو من نباتات الزينة .

الاعتماد على درجة الحرارة ومدة التعرض

Dependence on Temperature and Duration of Exposure

أوضحت أبحاث Lang (36) على السكران عن وجود علاقة بين درجة الحرارة ومدة التعريض وتأثير هذه العلاقة على كفاءة الارتباع . فقد عَرَّض السكران ذو احتياجات البرودة لدرجات حرارة مختلفة تراوحت ما بين ٣° م إلى ١٧° م لفترات متباينة من الوقت . ثم أُعْطيت النباتات بعد ذلك فترة الإضاءة التعاقبية المحثة للإزهار عند درجة حرارة ٢٣° م حتى حدوث بداية التزهير . وقدرت كفاءة المعاملة بالارتباع بعدد الأيام حتى التزهير بعد المعاملة .

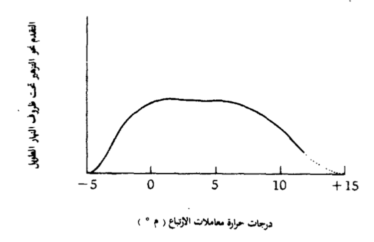
فقد وجد لانج أن جميع درجات الحرارة من ٣° م حتى ١٧° م فعالة لو أن فترة الارتباع ١٠٥ يوم حيث تنشأ الأزهار فى خلال ثمانية أيام . إلا أنه لو قُصرت فترة الارتباع إلى ١٥ يوم ، فإنه يلاحظ تأثيرات مختلفة تختلف بدرجات الحرارة . وتحت هذه الظروف فإن درجة الحرارة ١٠° م خلال فترة ١٥ يوم ارتباع هى أكثر المعاملات تأثيراً ، حيث تحتاج إلى ٢٣ يوم لبدأ تكوين الأزهار ولو أُطيلت فترة الارتباع إلى ٤٢ يوم فإن أكثر درجات الحرارة فعالية قد وُجدت من ٣° م إلى ٦° م ، وبالتالى يلزم عشرة أيام لبداية التزهير . شكل ٢٢ - ٢ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ - ٢ : العلاقات المتبادلة بين درجات الحرارة وزمن التعريض على إسراع التزهير فى السكران (Hyoscyamus niger) .

عن : A. Lang. 1951. Der Zuchter 21: 241

درس هانسل Hänsel (20) تأثير الارتباع لمدى واسع من درجات الحرارة تتضمن درجات حرارة أقل من التجمد على نبات الشيلم الشتوى Petkus winter rye ، فقد وجد فشلاً للارتباع عند درجات حرارة أقل من – ٤° م ، ولكن من هذه الدرجة حتى ١٤° م ينجح الارتباع . ودرجات الحرارة من ١° م إلى ٧° م متساوية فى كفائتها فى تقصير عدد الأيام اللازمة للإزهار . ويوجد هبوط سريع فى معدل الارتباع عندما تزداد درجة الحرارة عن ٧° م حتى ١٥° م . شكل ٢٢ – ٣ يوضح هذه العلاقات .



شكل ٢٢ – ٣ : تأثير درجة الحرارة على ارتباع الشيلم الشتوى .

عن : H. Hänsel. 1953. Ann. Bot. 17: 417.

من هذا الشرح ومن أشكال ٢٢ – ٢ ، و ٢٢ – ٣ يمكننا بوضوح أن نرى أن الاستجابة للتزهير نتيجة للارتباع تعتمد على درجات الحرارة المستخدمة ومدة فترة التعريض للارتباع . والفاعلية القصوى للربط بين درجات الحرارة وفترة التعريض للحصول على أعلى استجابة قد قدرت لكل نوع نباتى .

تجارب التطعيم Grafting Experiments

أوضح ميلشرز Melchers (46, 47) على نبات السكران وضوح انتقال المحفز الارتباعى (vernalization stimulus) عبر منطقة اتصال التطعيم graft union . ولو أن الجزء النباتى

(ورقة أو ساق) للسكران المرتبع قد طُعِمت على نبات سكران غير مُرْتَبع فإن الأخير يزهر . والسؤال هنا هل هذا انتقال لهرمون التزهير (florigen فلوريجين) من المانح إلى المستقبل أو انتقال مادة ما تنتج كنتيجة للارتباع . إلا أن هرمون التزهير (الفلوريجين) قد أُستُبْعِدَ كنتيجة للتجارب الإضافية التى أجراها ميلشرز ولانج Melchers and Lang والتى بينها وأوضحها لانج lang (37) . لو أن نبات السكران غير المرتبع قد طُعِمَ إلى نبات الدخان صنف ماريلاند ماموث Maryland Mammoth فإن السكران يزهر سواء استقبل نبات الدخان الدورة الضوئية المحثة photoinductive cycle أم لم يُمد بها . والسكران كمستقبل فى هذه التجربة يستقبل المُحفز من نبات الدخان ، والتى تقود إلى التزهير . وهذا المُحفز لا يمكن أن يكون هرمون التزهير (الفلوريجين) حيث أنه ينتقل من نباتات الدخان التى عرضت لدورات ضوء تعاقبية غير محثة بجانب دورات ضوئية محثة . ولما كان نبات الدخان نبات ليس له احتياجات برودة فإن المحفز أو المادة [الفيرنالين (الارتباعين) Vernalin] التى تُنْتج بالارتباع لا بد أن توجد فى غياب المعاملات بالبرودة . هذه التجارب التى قدمها ميلشرز ولانج Melchers and lang لا بد أن تُقدم بعض الإيضاحات عن وجود وبقاء « الارتباعين » "vernalin" إلا أن أمثلة المؤثر الارتباعى vernalization induction من المانح إلى المستقبل قليلة العدد . بالإضافة إلى أن الارتباعين vernalin لم يستخلص بعد حتى فى صورة خام ، وبالتالى ملاحظات وجود الارتباعين على الأقل فى الصورة المتحركة mobile form يستند إلى قليل من التجارب .

عامل العمر Age Factor

المظهر الملحوظ لظاهرة الارتباع هو العلاقة بين عمر النبات واستجابته للمعاملة بدرجة الحرارة المنخفضة . والعمر الذى عنده النبات يكون حساساً للارتباع يختلف فى مختلف الأنواع النباتية . على سبيل المثال فى نباتات الحبوب (Cereals) فإن المعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة المؤثرة ارتباعياً تكون على البذور المستنبتة وربما تُرْتبع الأجنة على النباتات الأمهات أثناء إنمائية هذه الأجنة (38,54) . أوضح شينوهارا (60) Shinohara ارتباعاً جزئياً للبذور الناضجة للبسلة garden peas ، والقمح الشتوى ، والشعير ، والفول ، والفجل (Minowas radish) .
وعلى النقيض من هذه النباتات فالعديد من النباتات المحتاجة إلى البرودة ، تحتاج إلى

فترة معينة من النمو قبل أن تكون حساسة للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . على سبيل المثال فإن سلالة السكران ذو الحولين لا بد أن تكون فى طور التورد والتى تستكمل عندما يكون عمر النبات عشرة أيام على الأقل من النمو قبل أن تكون حساسة للارتباع . فى الحقيقة أوضح ساركار Sarkar (56) أن ذروة الحساسية لا تكتمل حتى يكون عمر نبات السكران ٣٠ يوماً من النمو . وفى النباتات الأخرى تعتمد الحساسية للارتباع على عدد الأوراق المنتجة . على سبيل المثال فى نبات أوينوثيرا Oenothera[(١)] (آذان الدب) لا بد من وجود على الأقل من ست إلى ثمانى أوراق للنبات حتى يكون الارتباع مؤثراً (4) وفى كرنك بروكسل Brussels sprouts لا بد من وجود ثلاثون ورقة على الأقل (66) .

والاصطلاح الإنضاج – للتزهير ripenes- to flower أول من أطلقه هو كليبس (30) Klebs فى عام ١٩١٣م وقد استخدم أخيراً للدلالة عن الوقت الذى يكون فيه النبات حساساً للفترة الضوئية ، ويمكن إطلاقه أيضاً فى دراسات الارتباع . نفس النباتات المحتاجة إلى البرودة فإن طور الإنضاج – للتزهير يصل عندما تكتمل احتياجاته للبرودة ، وامتداد نموه الخضرى مثل تكوين حد أدنى من الأوراق أو العقد تستخدم فى العادة لتحديد وتقدير هل النبات قد وصل أو لم يصل إلى طور الإنضاج – للتزهير .

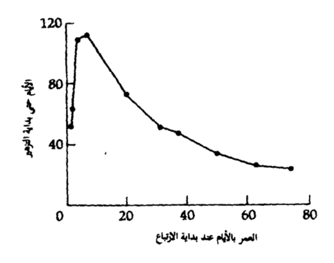
واحتياج الوصول إلى كمية معينة من النمو الخضرى تُرجح تراكم بعض العوامل (ربما مُستقبل المنشط الارتباعى) اللازمة للوصول إلى حالة الاستجابة . وحقيقة أنه فى العديد من النباتات لا بد من ضرورة وجود حد أدنى من الأوراق تؤكد هذه الفكرة حيث أن تمثيل معظم المركبات الموجودة فى النبات تبدأ وتنشأ من عملية التمثيل الضوئى . أما فى النباتات التى يمكن أن تُرتبع بذورها (مثل نباتات الحبوب) فإن مادتنا الافتراضية هذه لا بد أنّ تكون موجودة بكميات كافية ، إما عن طريق منحها من النباتات الأم أو تتخلق أثناء إنمائية الجنين وهو على النبات الأم .

---

(١) يتبع هذا النبات العائلة Onagraceae ويعرف اسمه الانجليزى بـ Evening- prim rose وقد يعرب اسم النبات عربياً بزهرة ربيع – المساء أو نبات آذان الدب – وفى الواقع فإن ترجمة الاسم العلمى لهذا النبات (Oenothera) فهى كلمة يونانية تعنى ذا رائحة النبيذ wine- scenting وهذه التسمية تطلق على النباتات الغير معروفة .

دراسة الحساسية للارتباع فى نبات الأرابيدوبسس[1] (Arabidopsis thaliana) خلال أطوار النمو المختلفة قد أوضحت نتائج شيقة (20) ، حيث أن بذور هذا النبات حساسة جداً للارتباع ، وحيث تتناقص هذه الحساسية كلما تقدم إنماء البذور حتى تصل إلى أدنى حساسية فى الأسبوع الثانى من إنماء البذرة . وكلما تقدم نمو النبات يوجد تغير ملحوظ فى الحساسية للمعاملة بدرجات الحرارة المنخفضة . حيث تتزايد الحساسية مع التقدم فى العمر . شكل ٢٢ – ٤ يوضح هذه العلاقة .

وربما نُعزى الفقد فى الحساسية فى هذا النبات فى المراحل المبكرة من النمو إلى نقص واستنفاذ الغذاء المُخزن فى البذرة . والزيادة فى الحساسية ترتبط بالزيادة فى الكربوهيدرات كنتيجة لنشاط التمثيل الضوئى .



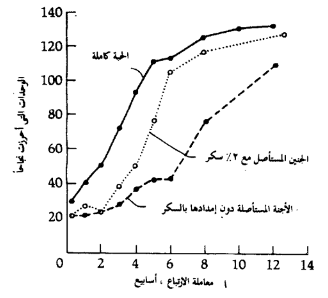
شكل ٢٢ – ٤ : حساسية نبات الأرابيدوبسس (Arabidopsis thaliana) للإرتباع خلال أطوار فترات النمو المختلفة .

عن : From K. Napp-Zinn, 1960. Planta 54: 409.

---

(١) يتبع هذا النبات العائلة الصليبية (Cruciferae) أى العائلة الخردلية (Brassicaceae) ويعرف بعض أنواعه فى مصر باسم « سليح أو سليخ » وبهذه المناسبة فإن كلمة Arabidopis فهى تعنى العربى ، وبهذه المناسبة لم تُدرس عملية الإرتباع على العديد من نباتات العائلة الخردلية التى تنمو برياً فى الوطن العربى وهذه العائلة غنية بالنباتات الإرتباعية .

والملاحظات الإضافية عن اشتراك الكربوهيدرات فى عملية الارتباع قد ظهرت جلياً بارتباع أجنة الشيلم الشتوى (54) . حيث أن فصل الأجنة عن الإندوسبرم (المواد الغذائية المخزنة التى تمد الجنين باحتياجاته الغذائية أثناء الإنبات) وإمدادها بالسكروز (سكر القصب) والمغذيات المعدنية أنتجت نباتات سليمة جيدة ، ومثل هذه الأجنة تحت هذه الظروف يمكن ارتباعها . إلا أن الارتباع يُعاق ويثبط إذا حُرمت الأجنة من المادة الكربوهيدراتية (53) (أنظر شكل ٢٢ – ٥) . وكما أوضحتْ بيرفس Purvis (53) فهذا لا يعنى أن السكريات هى المواد الوحيدة التى تسرع من عملية الارتباع ، حيث وجد أن الكربوهيدرات الأقل تحركاً وانتقالاً للجنين (مثل الهيميسليولوز hemicellulose) ربما تُجْلب للاستخدام . وبالرغم من أنه لم يثبت حتى الآن فكرة أن الكربوهيدرات تستهلك أثناء عملية الارتباع ، إلا أن الكربوهيدرات فى الحقيقة أساسية لهذه العملية .



شكل ٢٢ – ٥ : نجاح وتقدم الارتباع مع الزيادة فى زمن المعاملة بالارتباع .

عن From O.N. Purvis. 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Rhuland, ed., Encyclopedia of Plant Physiology 16:67 Berlin: Springer.

انعكاس الارتباع (أى إبطال الارتباع) Devernalization

قد رأينا فى شرحنا السابق عن التأقت الضوئى أن تحفيز الإزهار بالضوء الأحمر يمكن أن يُبْطل بالإشعاع الأحمر البعيد ، حيث أنه بمجرد أن يُسْتقبل المحفز المنطلق والمُنْبثق عن الضوء الأحمر البعيد يُزال هذا المحفز بمجرد تعريض النبات للضوء الأحمر البعيد ، وكذلك أيضاً يمكن أن يُبْطَل المحفز الناشىء عن الارتباع[1] . هذا الإبطال ربما يعقب

(١) لا يعنى هنا أن الضوء الأحمر البعيد يُبْطل الارتباع ولكن الحرارة المرتفعة تُبْطل تأثير الارتباع للنباتات المرتبعة أى إذا تعرض النبات المرتبع للحرارة المرتفعة أو بالتجفيف والمقصود هنا أنه كما يحدث انعكاس وتضاد للتأقت الضوئى – يحدث أيضاً تضاد وإبطال لتأثير الارتباع على النباتات المرتبعة .

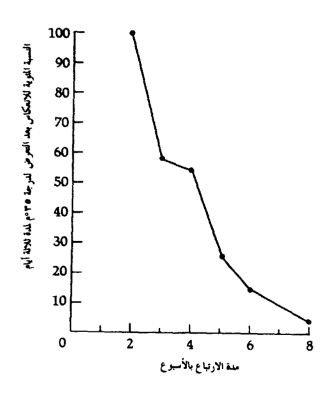
ويصاحب الحبوب المُرْتَبعة للشيلم الشتوى وذلك بتجفيف الحبوب المرتبعة وتخزينها وحفظها لعدة أسابيع تحت ظروف الجفاف ، ويمكن أن تستعيد هذه الحبوب الموضوعة تحت هذه الظروف ارتباعها إذا ما استمر وضعها تحت ظروف الجفاف لمدة لا تزيد عن ست أسابيع أما إذا طالت مدة حفظ هذه الحبوب المرتبعة تحت ظروف الجفاف لمدة ثمانية أسابيع فينعكس ارتباعها بالكامل ولا يعاد ارتباعها إطلاقاً (16) .

وأكثر العوامل الفعالة فى إبطال الارتباع هى درجة الحرارة المرتفعة ، فقد تم تسجيل عدة حالات لتأثير درجة الحرارة المرتفعة التى تعقب الارتباع والتى تزيل وتبطل تأثير المعاملة بالبرودة . وفى الحقيقة عند إبدال الحرارة المرتفعة بالحرارة المنخفضة خلال فترة الارتباع تُضعف من الاستجابة للارتباع .

قد أوضحت الأبحاث المبكرة الأولى عن انعكاس وإبطال الارتباع فى القمح أن تأثيرات الارتباع يمكن أن تزال بالكامل لو أُعْقِب فى الحال تعريض الحبوب المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة تقترب من ٣٥° م . إلا أن مدة التعرض للارتباع تؤثر على انعكاس الارتباع الناشىء من الحرارة المرتفعة حيث وجدا بيرفس وجريجورى (55) Purvis and Gregory إنعكاس وإبطال كامل للارتباع (تحت ظروف الحرارة المرتفعة - ٣٥° م لمدة ثلاث أيام) إذا كانت فترة التعرض للارتباع فى حبوب الشيلم الشتوى وجيزة ، وكلما زادت فترة التعرض لظروف المعاملة بالارتباع فيؤدى ذلك إلى الزيادة فى ثبات النبات للارتباع ويقل التأثير المثبط للحرارة المرتفعة التى تعقب عملية الارتباع (أنظر شكل ٢٢ - ٦) .

يتم انعكاس وإبطال الارتباع فى سلالة السكران ذات الحولين وذلك بتعريض النباتات المرتبعة لدرجة حرارة مرتفعة قد تصل إلى حوالى ٣٥° م لفترة من الوقت حيث تزيل بالكامل تأثير الارتباع (39) . إلا أن انعكاس وإبطال الارتباع غير ممكن إذا ما تعرض السكران المرتبع لدرجة حرارة ٢٠° م لفترة من ثلاث إلى أربع أيام .

من الممكن إعادة الارتباع إلى العديد من النباتات التى أُبطل ارتباعها بدرجات الحرارة المرتفعة . على سبيل المثال إذا ماأُرْتُبِعَت نباتات الشيلم الشتوى وبنجر السكر والأرابيدوبسس والسكران ... إلخ والتى أُبْطِل ارتباعها فإنها سوف تستعيد مرة أخرى تأثرها الارتباعى .



شكل ٢٢ - ٦ : تدرج ونجاح التقدم نحو ثبات الارتباع للشيلم الشتوى بالحرارة وذلك بزيادة فترة المعاملة الارتباعية
عن From O.N. Purvis and F.G Gregory. 1952. Ann. Bot 16:1.

إحلال الجبريلين محل المعاملة بالبرودة

Substitution of Gibberellin for Cold Treatment

تناولنا بالشرح فى الفصل السابق تأثير الجبريلين على « الْحَنبَطة » "bolting" والتزهير فى النباتات « المتوردة » rosette plants . وقد ذكرنا أيضا أن إحلال الجبريلين محل درجات الحرارة المنخفضة يمكن ملاحظته وإدراكه بين النباتات المتوردة مثل السكران . إلا أن معاملة النباتات المتوردة بالجبريلينات ربما تؤثر فقط فى استطالة سيقانها ولا تؤثر على تزهيرها . إلا أنه بطريقة غير مباشرة ربما تشجع الجبريلينات تحرر وإنطلاق العوامل المؤدية إلى تكوين الأزهار . ويجب أن ننوه هنا إلى أن الجبريلين يعجز ويفشل فى أن يحل محل احتياجات البرودة اللازمة لتزهير النباتات « ذات السيقان » "Caulescent plants"[1] .

---

(١) أى النباتات غير المتوردة non- rosette plants

العوامل الأخرى المُعَدِلَة لعملية الارتباع

Other Factors Modifying vernalization Process

طالما أن عملية الارتباع تعتمد فى الغالب على تتابع وتعاقب الخطوات الكميوحيوية والتى تقود إلى إنتاج المادة الفعالة ، فلا بد أن نتوقع أن وجود الماء والأوكيسجين لا يمكن الاستغناء عنهما فى ارتباع البذور – حيث الماء يلزم لتنشيط الإنزيمات الموجودة فى البذرة – وأما الأوكسجين فيلزم لانطلاق الطاقة التنفسية .

الماء Water

من المستحيل ارتباع البذور الجافة ما لم تتشرب البذور بعض الرطوبة . فقد أوضحت بيرفس Purvis (54) أنه لا بد من توفر رطوبة كافية لكى تبدأ ظهور البوادر الأولى والمبكرة لعملية الإنبات المرئى[1] . فقد وجدت فى الشيلم الشتوى أن الماء المتشرب لا بد أن يعادل ٥٠٪ من الوزن الكلى للبذور الجافة كى يحدث ارتباع كافى .

الأوكسيجين Oxygen

لا تستجيب الحبوب المحفوظة فى جو من النتروجين النقى للمعاملات بدرجات الحرارة المنخفضة بالرغم من إمدادها بالماء الكافى (16) . وعلى الرغم من أن الاحتياج للأوكسيجين يكون بتركيز منخفض إلا أنه ضرورى . والأوكسيجين أيضاً ضرورى لارتباع جميع النباتات مثل السكران ، وللتفاصيل أنظر الاستعراض العلمى الذى قام به شوآرد Chouard (5) . ويبدو أن التنفس عامل ضرورى فى عملية الارتباع . وهذا الاستنتاج قد أُيِّدَ بالتجارب التى أُجريت عن تأثير مثبطات التنفس على الأرتباع . فقد وجد أن استجابة القمح الشتوى للارتباع قد قلت لدرجة ملحوظة باستخدام هذه المثبطات (6) .

وعلى الرغم من أن العامل الأساسى فى عملية الأرتباع هو درجة الحرارة المنخفضة ، إلا أنها غير مُؤثرة فى غياب الأوكسيجين ، والماء والإمداد الكافى من الكربوهيدرات

---

(١) هذه المرحلة المبكرة من الإنبات قد تعرف بين المزارعين فى مصر بمرحلة التَّلْسين أى ظهور جزء بسيط من الجذير الابتدائى الأولى .

اللازمة لعمليات التنفس . وبمجرد ارتباع النبات ، فربما يُبطل الارتباع بالحرارة المرتفعة ، وفى بعض الأحيان يُرتبع بتعريض آخر للحرارة الباردة .

وكما هو الحال فى التأقت الضوئى فمازال أمامنا الطريق طويل لكى نصل إلى تفهم عملية الارتباع . فمعالجة الجانب الفيزيقى الذى يؤدى إلى ارتباع النبات قد تم انجازه فى معظم جوانبه ، أما الدراسات الكميوحيوية لهذه العملية فمازالت متكاسلة وقليلة . وتفهم آلية (ميكانيكية) إدراك النبات لحفز البرودة والتعرف على المحتويات المشتركة فى تعاقب وتتابع التفاعلات التى تؤدى إلى تخليق المركبات النشطة ما زالت تمثل مشكلة وتحتاج إلى المزيد من الدراسات والدور الكميوحيوى للجبريلين والارتباعين (الفيرنالين Vernalin) وهرمون التزهير (الفلوريجين florigen)[١] تحتاج جميعها إلى ايضاحات .

تحمل النباتات للبرودة Cold Tolerance of Plants

فطن العلماء منذ فترة أن تخفيض درجة الحرارة وتقصير الفترة الضوئية تُؤثرا على التغيرات الأيضية فى النباتات والتى لها خاصية التحكم الوراثى فى القدرة على التقسية (harden) أى تُظهر وتُنمى تحمل النبات للبرودة (Cold tolerance) . وبدون شك فإن عملية التقسية هذه تؤمن حياة النبات خلال فترة الشتاء . وكما أوضح هودجسون (23) Hodgson الذى قال « أنه من المعقول والصواب أن نفترض أن الانتخاب الطبيعى selection natural لا بد أنه اشترك فى توْليد وبناء يمكن أن يُعول عليه فى إعطاء إشارة وتحذير مبكر عن قُدُوم وشيك الحدوث للحرارة المنخفضة[٢] ، والاستجابة للتغيرات الموسمية فى الفترة الضوئية منطقياً هى تلك الإشارة التحذيرية . »وبالتأكيد استقبال هذه التغيرات فى الفترة الضوئية وظهور وتولد تحمل البرودة ذو أهمية كبيرة فى العديد من الأنواع النباتية . على سبيل المثال فى البرسيم الحجازى alfalfa فإن الأصناف المحتملة البرودة هى نباتات ذات نهار طويل فى إزهارها أما الأصناف الحساسة للبرودة من البرسيم الحجازى فهى نباتات محايدة للفترة الضوئية (day - neutral) (24) . وحقيقة أخرى هامة ألا وهى أنه بمجرد ابتداء تكوين المحفز على تحمل البرودة الناشىء عن تقصير الفترة الضوئية (27, 59) . وزيادة على ذلك فإن اصطلاح تحمل البرودة لا بد أن ينتج من ابتداء التغيرات الأيضية التى تقع بعد الاستحثاث بالعوامل البيئية .

---

(١) جميعها ما زال يعتبر افتراضا نظريا حتى الآن ولم يُحصل أو يستخلص أى منها .

(٢) المقصود بها شعور النبات بقدوم فصل الشتاء ذو الحرارة القاسية قبل مجىء الشتاء .

تحمل البرودة والنمو والمكونات الأيضية

Cold Tolerance, Crowh, and Metabolic Components

استجابة النباتات الحساسة للتغيرات فى الفترة الضوئية تترجم إلى نقص فى معدل النمو ، حيث يكون التناسب عكسى مع ظهور وإنماء التحمل للبرودة (20, 40) . إلا أنه بناء علي ما قدمه بعض الباحثين فإن النقص فى نمو المجموع الخضرى الهوائى بالتالى لا يُكوِّنْ الإحتياجات للتقسية .(9, 58) ومع ذلك فإن التغيرات الملاحظة فى معدل النمو وطبيعة بعض النباتات خلال التقسية تعكس التحورات الأيضية والتى يرجح أنها مرتبطة ارتباطاً وثيقاً بظهور وانماء التحمل للبرودة . وقد اقترح سيمينوفتش وبريجس (62) Siminovitch and Briggs أنه لكى يكون لأى مكون أيضى علاقة مباشرة بتحمل البرودة ، فلا بد أن يكون مستوى مثل هذا المكون مرتبط بإنمائية وظهور وفقد تحمل البرودة .

الليبيدات (الدهون Lipids)

اكتشف العلماء زيادة فى عدم تشبع وزيادة فى تركيز الأحماض الدهنية ، وتغيرات فى الليبيدات المعقدة خلال نمو مختلف النباتات تحت ظروف الحرارة المنخفضة ,17 ,13 ,11) (21,35,65,70 . والتغيرات الملحوظة فى الليبيدات عند درجات الحرارة المنخفضة ترجع حدوث تغيرات فى الأغشية الخلوية . فقد اقترح بعض الباحثين أن زيادة النفاذية من خلال تغيرات الليبيدات والتغيرات الأخرى تستحث وتزيد من اعادة توزيع الماء بين وداخل الخلايا . والحالة الأخيرة ذات أهمية قصوى فى إنمائية التحمل للبرودة .

الكربوهيدرات Carbohydrates

درس الباحثون دور الكربوهيدرات فى تحمل البرودة بتفاصيل كبيرة ,33 ,27 ,24 ,1) (65 . فالسكروز له ضلع كبير مع هذه الظاهرة (24 ,1) . فهو مع السكريات الأخرى يعمل كحامى as protectant والتى تعمل فى الحال على تكوين روابط هيدروجينية ، وربما يكون لهما أهمية فى بقاء وتركيب وعمل ونشاط وكمال وصحة البروتينات (الجليكوبروتين glycoproteins) ضد فعل التجمد المدمر لطبيعة البروتين (denaturation) . والسكريات تعمل أيضاً كمصدر هام للطاقة للعديد من النشاط الأيضى وكمنظمات أزموزية Osmoregulators والتى يُعتقد أنها ضرورية فى إظهار وإنماء التحمل للبرودة .

الأحماض النووية Nucleic Acids

تختلف الأحماض النووية الـ RNA, DNA كمياً مع التقسية للبرودة (25, 29, 41, 58, 59) ، وقد افترض سيمينوفتش وزملاؤه Siminovitch and Colleagues (63) أن الزيادة فى الـ RNA خلال التقسية هى خطوة أساسية فى ميكانيكية (آلية) الحماية للتقسية . وزيادة على ذلك فقد اقترح لى وويزر Li and Weiser (41) أن الزيادة فى الأحماض النووية من المحتمل أن ترجع إلى التغيرات الأيضية وخاصة إلى الإنزيمات الضرورية واللازمة فى تخليق المكونات الجدارية والتى تعتبر ذات أهمية جزئية فى مقاومة درجات حرارة التجمد .

البروتينـــات Proteins

من بين جميع المكونات الأيضية التى تزيد التقسية فيبدو أن البروتينات لها علاقة وثيقة لتحمل البرودة وذلك من خلال وظيفتها وعملها المزدوج ، أولا كإنزيمات (1, 24, 28, 32, 33, 34, 40) وثانيا كعامل محتمل واق (22,64) . فقد أمدنا سيمينوفتش وبرجس (61) Siminovitch and Briggs بالدلالة الأولى عن علاقة البروتينات الذائبة soluble proteins بمقاومة وتحمل النباتات للبرودة ، فقد أوضحا أن تركيز البروتينات الذائبة فى الماء تزداد فى القلف الحى living bark فى شجرة الجراد الأسود black locust[1] خلال الخريف كنتيجة لإنماء وظهور التحمل ومقاومة البرودة ثم تنقص فى الربيع . ثم ظهرت بعد ذلك عديد من الدراسات نحو الإنزيمات المحللة للبروتين الذائب فى عديد من النباتات المقساه (hardened) (3, 13, 25, 27, 33, 58) . على سبيل المثال فصل فاو وجنج Faw and (12) Jung البروتين الذائب المستخلص من أنسجة المجموع الهوائى وجذور النبات باستخدام أقراص الجل إلكتروفوريسيز (disk gel electrophoresis) طريقة التحليل بالهجرة الكهربية أو الحمل الأيونى الكهربى) فقد لاحظا بروتين أكثر فى النباتات المقساه (hardened) عن تلك غير المقساه . وقد أوضحا أن بعض البروتينات المفصولة لها إرتباط بمقاومة وتحمل البرودة .

---

(١) من نباتات الأشجار الخشبية الأمريكية ويتبع العائلة البقولية Leguminosae والتى أصبح اسمها الآن Fabaceae نسبة إلى جنس الـ Faba أى العائلة الفولية إذا ما شئنا تعريبها واسم نباتنا العلمى هو : Rabinia) pseudoacacia نسبة إلى العالم الفرنسى Robin الذى عاش فى القرن ١٦ ، ١٧٠.

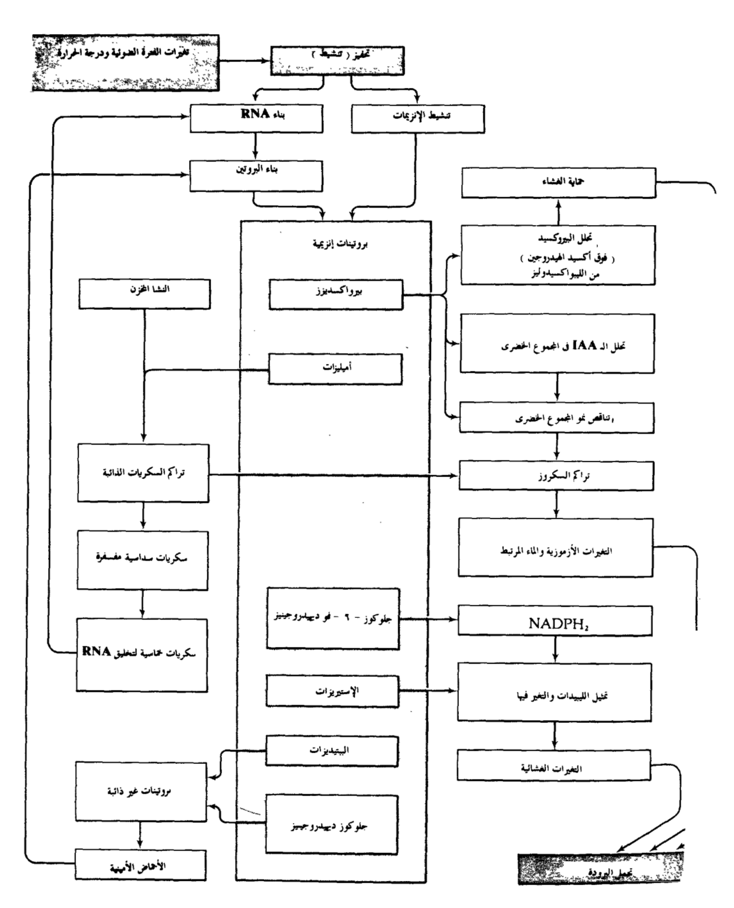
تحمل البرودة والنشاط الإنزيمى Cold Tolerance and Enzymatic Activity

الانزيمات التى يبدو لها أن تلعب دوراً فى مقاومة وتحمل البرودة والتى رُكِزت عليها الدراسات هى : البير أكسيديزات peroxidases ، والبروتييزات proteases والببتيديزات peptidases ، والإستريزات esterasesوالإنفرتيزات invertases ، والأميليزات amylases ، وعديد من نازعات الهيدروجين (الديهيدروجينيزات dehydrogenases . أنظر شكل ٢٢ - ٧ الذى يمثل تخطيط حديث عن معظم الإنزيمات والوقائع والعمليات الأيضية المحتملة الاشتراك فى إظهار وإنماء مقاومة وتحمل البرودة . وهذا النموذج (الموديل modil) قد طُور بواسطة كراسنك وويذام وجنج Krasnuk, Witham and Jung وذلك لإعطاء تصور عام للصور التى تختص بالعلاقة بين إنزيمات معينة والمركبات الأيضية بالنسبة لعملية مقاومة وتحمل البرودة .

وهذا التخطيط يوضح بصورة عامة عملية التحفيز التى تأخذ طريقها بعد استقبال النبات للتغيرات التى تحدث فى الفترة الضوئية وكذلك للتغيرات فى درجات حرارة البيئة . وكما ذكر فإن تفاصيل عملية التحفيز متفرقة ومتشعبة . إلا أنه طبقاً للنموذج فإن بداية عملية التحفيز تصاحب تنشيط الإنزيمات وتخليق البروتين . وتخليق البروتين يقود إلى البروتينات الإنزيمية الذائبة والتى تُصنع من الأحماض الأمينية والأخيرة ربما تنشأ من التحلل المائى للبروتينات غير الذائبة ، وهى إحدى بدايات عملية التحفيز . وسوف نرى الآن عديد من المسالك الأيضية والإنزيمات .

التحلل المائى للنشا Starch Hydrolysis

التحلل المائى للنشا واسع الانتشار فى النباتات خلال النمو عند درجات الحرارة المنخفضة ، والحرارة تتحكم فى الآلية التى تنظم التحلل المائى للنشا إلى سكر ويبدو أنها موجودة فى النباتات (10, 34, 45, 64) . وبسبب المعدل السريع لتحلل النشا خلال التعريض للحرارة المنخفضة ، فمن المحتمل أن الأميليزات amylases تَنْشط عند درجات حرارة التَقْسية ، وهذه الإنزيمات غير فعالة تحت ظروف الصيف (10) . والسكريات الذائبة التى تنتج من تحلل النشا لا بد أن تزيد من المكونات المنتجة للطاقة أو فى زيادة إنتاج السكريات الخماسية اللازمة فى تخليق الأحماض النووية . ولا بد من وجود إنزيم ديهيدروجينيز dehydrogenase معين ويكون فعال ونشط فى هذه التحولات . وإحدى الأدوار الأكثر أهمية للسكريات هى وظيفتها وفعاليتها كمنظمات أزموزية osmoregulators . ونحن نعرف أن الماء يتحرك إلى الخلايا خلال التَقسيَّة ، ومن المحتمل



شكل ٢٢ – ٧ : العلاقة بين إنزيمات ونواتج أيضية معينة وبين عملية مقاومة التحمل للبرودة .

أن يحدث ذلك كاستجابة فى زيادة تدرج انحدار الجهد المائى (سالبية أكثر) . وبدون أدنى شك ، فإن السكريات تعمل بهذا القدر كمنظمات أزموزية من جهة بالإضافة إلى كونها مركبات رابطة للماء water-binding .

الإستيريزات Esterases

يعتقد أن الإستيريزات (محللات الأحماض الدهنية) ذات أهمية فى تحويلات الأحماض الدهنية والدهن والتى تحدث أثناء التقسية (19) . وقد ظهر للباحثون تغيرات كمية فى الإستيريزات فى نباتات الصفصاف (Salix) نامية تحت ظروف التقسية . صورة واحدة من الإستيراز على وجه الخصوص قدوجدتفقط فى العينات المقساه بالبرودة (18,19) . ومن النموذج (أنظر شكل ٢٢ – ٧) ، فقد لاحظنا أن الإستيريزات ربما تؤثر على الدهن والتغيرات الغشائية اللازمة والأساسية لمقاومة وتحمل البرودة .

البيرأكسيديزات Peroxidases

هذه الإنزيمات ربما تكون هامة بصفة خاصة وذلك لأن الباحثين قد لاحظوا تغيرات فى البيرأكسيديزات فيما لا يقل عن تسع أنواع نباتية مختلفة نامية تحت ظروف تقسية البرودة (14, 18, 19, 42, 43) . وكما بينا فى شكل ٢٢ – ٧ هذه الإنزيمات لها أهميتها بسبب دورها فى تكسير وتحلل البيروكسيد الذى يتكون داخلياً فى الأنسجة والمُتولد خلال التحلل التأكسدى لليبيدات lipoxidalysis والذى يعنى معاكسة سلامة وصحة وكمال الأغشية وبالتالى نفاذيتها . والبيرأوكسيديزات تُظهر أيضاً نشاطاً فى إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) ، والذى يمكن أن يكون له تأثيرات بتخليق الـ IAA والتخليق الحيوى للجنين .

يتزايد نشاط البيرأكسيديز مع مقاومة وتحمل البرودة فى كلاً من النباتات التالية : جذور البرسيم الحجازى (14) ، والحى علم (السِيدَم) (Sedum)[١] (43) ، وميشيل (Mitchella)[٢] (43) ، والصفصاف (Salix) (18) ، والقرنفل (Dianthus) (42) وأيضاً تُظْهر مستخلصات البطاطس المقاومة للبرودة والقمح والنامية تحت ظروف حرارة تربة

---

(١) يتبع العائلة Crassulaceae وقد يعرف بالـ Orpine انجليزياً.

(٢) يتبع العائلة Rubiaceae وقد سمى هذا الاسم نسبة إلى العالم الأمريكى النباتى Johon Mitchell الذى توفى عام ١٧٧٢ م.

منخفضة زيادة فى نشاط البيرأكسيديز (31) . وقد وجد روبرتس Roberts تغيرات كمية أساسية فى البيرأكسيديزات الأنيونية anionic peroxidases فى القمح النامى تحت ظروف التقسية .

وقد وجد زيادة فى نشاط إنزيم أكسدة الـ IAA (IAA oxidase) على الأقل فى دراسة واحدة أُجريت على بادرات القمح الشتوى النامية عند درجة حرارة ٢° م (2) . ولو كان هذا الطراز من النشاط سائداً فى النباتات التى توضع تحت ظروف التقسية ، لذلك فإنه يمكننا أن نفسر النقص فى نمو المجموع الخضرى لهذه النباتات على أساس تحلل الـ IAA . والنقص فى النمو الذى يعتقد أنه غير اساسى لمقاومة الحرارة المنخفضة (وذلك كما يراه جميع علماء النباتات ذو مَغْذى من منطلق الطاقة والمركبات الأيضَية والتركيب الاقتصادى .

والتعقيدات المتداخلة بين طول فترة الإضاءة اليومية ودرجة الحرارة خلال أواخر الصيف أو بداية الخريف يبدو أنها تشترك فى التغيرات الأيضية الأساسية اللازمة لتحفيز مقاومة وتحمل البرودة . والأبحاث القديمة التى تناولت هذه المشكلة تضمنت الخواص الكيميوحيوية للنبات فقط عقب عملية التقسية . وربما تتضمن الأبحاث فى المستقبل ديناميكية أكثر فاعلية عن طبيعة المحفز من بداية التحفيز حتى ظهور وإنمائية مقاومة وتحمل البرودة والتى سوف تعود إلى مزيد من تفهم تفاصيل طبيعة المحفز والخواص الأيضية والمورفولوجية اللازمة والأساسية فى بقاء وثبات واستمرارية مقاومة وتحمل البرودة فى النباتات . والتغيرات الإنزيمية والأيضية التي ترى فى النباتات والتى تظهر وتُنمى مقاومة وتحمل البرودة ، تُوجِد نظاماً وشكلاً للأنواع الأخرى من الإجهاد والتوتر الذى قد يتعرض له النبات مثل الجفاف drought والأضرار والأذى الناشىء عن التلوث pollution. والتعرف على فهم جميع أنواع الإجهاد والتوتر فى النباتات بدأت تلعب دوراً هاماً ومفيداً فى استمرارية تنمية زراعاتنا .

الأسئلة

٢٢ - ١ إشرح الميكانيكية (الآلية) المحتملة لإدراك درجة الحرارة فى النبات الذى له قدرة على الارتباع .

٢٢ - ٢ ما هو الارتباعين (الفيرنالين) ؟ هل ينتسب إلى حمض الجبريليك ؟

٢٢ - ٣ ما الذى يعتقد أنه المكان الأولى والأساسى للارتباع فى النبات ؟ إشرح إجابتك ؟

٢٢ - ٤ إشرح دور حمض الجبريليك فى الارتباع .

٢٢ - ٥ إشرح العلاقة بين معدل النمو وإظهار وإنمائية مقاومة وتحمل البرودة فى النباتات .

٢٢ - ٦ أذكر الأدوار الرئيسية لكل من الأحماض النووية ، والبروتينات ، والكربوهيدرات ، والليبيدات فى مقاومة واحتمال النباتات للبرودة .

٢٢ - ٧ ما أهمية زيادة تخليق البروتينات خلال الأطوار الأولى لتحفيز مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟

٢٢ - ٨ لماذا يكون تحلل الـ IAA هاماً فى إظهار وتنمية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة ؟

٢٢ - ٩ هل ظهور وإنمائية مقاومة واحتمال النباتات للبرودة خاصية يتم التحكم فيها وراثياً ؟ إشرح إجابتك .

٢٢ - ١٠ كيف يمكنك تقدير الظروف الأساسية اللازمة لاستحثاث مقاومة واحتمال النباتات للبرودة فى نباتات تجريبية مختارة ؟ بين فى تخطيط عام هذه الخطوات .

الفصل الثالث والعشرون

السكون

Dormancy

قرن حشيشة اللبن(١) Milkweed pod يطلق بذوره إلى هواء الخريف البارد .

Photo by Pat Little Courtesy of Centre Daily Times, State College, Pennsylvania.

---

(١) نبات حشيشة اللبن Milkweed يعرف أيضاً بإسم Silk weed أى حشيشة الحرير واسم الجنس العلمى Asclepias, L. ويتبع العائلة Asclepiadaceae والتى تعرف باسم Milk weed Family أى عائلة حشيشة اللبن وقد يعرف اسم النبات بـ أسكليبس،ذلك النبات منتج للحرير النباتى الذى يغطى البذور – وتلك النباتات تفرز اللبن النباتى ومن هذا الافراز استمدت اسمها .



نحن نرى ونتخيل دائماً التشكل المورفولوجي للنبات ونموه كعملية مستمرة إبتداءاً من الإنبات مروراً خلال الإزهار وينتهي بموت النبات ، تلك هي دورات حياة جميع النباتات والتي غالباً ما تتميز بتغيرات يتوقف فيها النمو مؤقتاً ، حيث تصبح تلك النباتات ساكنة quiescent ، إلا أنها مستمرة فى الحياة – ولكن نشاطها الأيضى الحيوى يكون فى أدنى معدلاته لدرجة أنه لا يمكن قياس هذا المعدل من النشاط الحيوى . تدخل النباتات أو أجزاء منها إلى حالة من [النشاط المؤجل] أو « النشاط المُعطل » ، وتَفَهُّمْ هذه الظاهرة يكون ذا أهمية عُظمى بالنسب لنا فى مجال الزراعة ، وفى مجالات أخرى تتضمن « مدى واتساع حركة انتقال » ''space travel النباتات .

يستخدم علماء النبات فى العادة إصطلاح [السكون] ''dormancy'' لوصف توقف النمو وإنمائية البذور (الأجنة – embryos) ، والبراعم buds وأعضاء نباتية أخرى تحت ظروف مواتية للنمو . ربما يتوقف النمو أيضاً نتيجة للظروف البيئية المعاكسة ، فالبذور على سبيل المثال لا تنبت تحت الظروف الجافة ، ولكنها تنبت فى الحال لو تشربت الماء . ربما يحدث التوقف عن النمو أيضاً بسبب وجود تركيز من مثبطات النمو ، أو قد يتوقف النمو بسبب وجود عامل ميكانيكى كوجود تراكيب مغلفة قوية متينة والتى لا تسمح بتمدد الجنين . وجود أغشية أو أغطية للبذور غير منفذة للماء أو الأوكسجين يمكن أن تجعل النمو فى حالة توقف تام . وأخيراً فالعديد من البذور والبراعم قد تحتاج إلى ظروف خاصة من الضوء والحرارة ، فخاصية السكون والتساقط لنباتات المنطقة المعتدلة الشمالية[1] تمثل أمثلة جيدة لتنظيم النمو بالتأقت الضوئى والحرارة .

هناك تمييز بين توقف النمو الناشىء عن نقص إحدى العوامل البيئية الخارجية الضرورية للنمو « مثلاً الماء » وبين توقف النمو الناشىء عن العوامل الداخلية المُحددة . توقف النمو الناشىء عن نقص بعض العوامل الضرورية البيئية الخارجية يطلق عليه اسم الخمود « الهمود quiescence »[2] ، إلا أنه كما ذكرنا من قبل فإن العديد من البذور والبراعم تكون غير قادرة على النمو بالرغم من إمدادها بالماء وذلك بسبب المُحدِدَات الداخلية internal limitation ، تلك الحالة الذى يُطلق عليها السكون dormancy (أو طور الراحة rest stage) ، ولما كانت النتيجة فى كلتا الحالتين أى فى كل من السكون الناشىء عن

---

(١) بالطبع لنصف الكرة الشمالى بصفة عامة .

(٢) Quiescence مرادف لكلمة Dormancy

العوامل الخارجية والعوامل الداخلية المحددة ، لذلك فإننا سوف نجمع بين الحالتين تحت التعبير العام [السكون] "Dormancy" .

التغيرات الموسمية فى المناطق المعتدلة تقع فى مدى حرارى يقترب من ٣٨° م فى منتصف الصيف إلى أقل من التجمد فى منتصف الشتاء . وبالتأكيد معظم النباتات لا تستطيع البقاء على قيد الحياة تحت ظروف حرارة الشتاء الباردة فى حالة خضرية أو فى حالة زهرية[١] . لذلك فإن العديد من النباتات تدخل بذورها وبراعمها فى حالة سكون فى بداية الشتاء البارد ، وبالتالى تسمح تلك الحالة للنباتات بالمرور خلال الشتاء بالقليل أو بدون أى ضرر عليها . على سبيل المثال ، فى مناطق الحبوب لكل من الولايات المتحدة وكندا ، فإن الإصابة بالشوفان البرى (حشيشة خطرة) wild oat[٢] المزعجة للمزارعين تعتبر من المشكلات الخطيرة وذلك بسبب قدرة الحبوب للعيش والبقاء فى الشتاء القارص فى حالة سكون ثم تنبت فى الربيع التالى . وعلى النقيض من ذلك فإن العديد من بذور الحشائش الضارة لها فترة سكون وجيزة حيث تنبت فى الخريف "fall" حيث تقتل فى الشتاء القارص الشائع فى المناطق الشمالية والغرب الأوسط[٣] .

أهمية السكون للنباتات فى المناطق الجافة القاحلة قد ظهر أخيراً ، فمن الملائم جداً لتلك النباتات أن يتم الإنبات والنمو خلال فترات سقوط الأمطار القصيرة نسبياً فى تلك المناطق[٤] ، فالبذور التى تظل فى حيويتها ولكن ساكنة (لا تنبت) لها فرصة جيدة جداً للبقاء . فقد وجدنا مثلاً جيداً لأهمية السكون فى تَكيُف وأَقْلَمة النبات للمناطق الجافة القاحلة فى الشجيرة الصحراوية المعروفة بالجوايول guayule[٥] . وفى هذا النبات توجد

---

(١) أى لا تكون فى حالة نشاط إنمائى.

(٢) إسمها العلمى .Avena fatua L تلك من الحشائش التى تنمو أيضاً فى مناطق الحبوب العربية وقد تعرف هذه الحشيشة فى مصر باسم الزمير وقد تعرف باسم قرطمان أو شعير خرطال فى بعض البلدان العربية - بالطبع تختلف السلالات فى هذا النبات البرى بين البلدان المختلفة ودور السكون هذا غير مدروس بين السلالات العربية البرية .

(٣) بالطبع يتحدث عن الولايات المتحدة الأمريكية - والشتاء القارص فى الوطن العربى يوجد فى العديد من البلدان خاصة فى كل من سوريا ولبنان وشمال العراق خاصة المناطق المرتفعة - كما أن ليالى الشتاء فى الوطن العربى ذات المناخ القارى « الصحراوية » شديدة وقارصة البرودة . والعديد من نباتات المنطقة العربية ذات سكون غير مدروس .

(٤) ما أكثر هذه المناطق فى الوطن العربى.

(٥) الجوايول هو نوع من الأُقحوان يتبع العائلة المركبة Composeitae اسمه العلمى (Parthenium argentatum) استخدم منذ عام ١٩١٠ كمصدر ثانوى للمطاط ، يمكن أن ينمو اقتصادياً فى العديد من المناطق العربية .

ما يشبه العُصافة chaff تغطى البذرة محتوية على مُثبط للنمو والتى تُسبب بقاء البذرة فى حالة سكون[1] . إلا أنه مع سقوط الأمطار الغزيرة فإنه يحدث تخفيض كافى لمُثبط النمو هذا مما يسمح بحدوث الإنبات .

بينما نتحدث عن دور السكون النافع والمفيد للنباتات فلابد أن نذكر فى هذا المقام أيضاً كيف أن أغطية البذور الغير منفذة للماء فعالة فى المساعدة على بقاء النوع من الفناء . فبعض أنواع العليق Convolvulus والتى تنمو فى المناطق الجافة لها هذا الطراز من غطاء البذرة ، ولكى تتشرب هذه البذور الماء وتنبت فلابد لغطاء البذور من أن يتحطم ميكانيكياً . إلا أن نفاذيتها للماء يحدث بالتدريج على طول فترة زمنية طويلة . والميزة هنا هى أن البذور لا تنبت فى وقت واحد ، حيث أن عدداً معيناً ينبت كل عام ، لذلك فمن المستحيل جوهرياً أن يفنى أو يباد النوع كله خلال فترة طور البادرة الضعيفة والذى يرجع إلى بعض العوامل البيئية المعاكسة والغير ملائمة لبقاء البادرات .

السكون فى النباتات مُلائماً أو غير مُلائم للإنسان . ففترة السكون المؤقت التى تظهر بين العديد من الحبوب النجيلية تسمح بحصادها وبتخزينها الجاف وبالتالى إستخدامها كغذاء . وخلافاً لذلك هذه الحبوب يمكن أن تنبت ولايمكن إستخدامها . إلا أن قابلية بذور حشائش معينة للبقاء ساكنة لعدة سنين فى التربة تعتبر غير ملائمة بالمرة . خلال الحرث ينكسر (يزال) السكون للعديد من هذه البذور وبالتالى تتنافس تلك الحشائش مع المحاصيل الإقتصادية فى نفس المساحة . واستئصال eradicationأو حتى مقاومة العديد من هذه الحشائش يكون مستحيلاً وذلك لأنه من المستحيل أن توجد جميعها فى مرحلة البادرة الضعيفة أو فى الحالة الخضرية . وبالرغم من أن البعض يبدأ فى الإنبات بالإضطرابات التى تحدث فى التربة نتيجة الحرث ، إلا أنه دائماً يظل البعض فى حالة سكون فى التربة . وبذلك فإن المزارعين كل عام يقعون فى نفس المشكلة وهى إنبات بعض وليس كل بذور الحشائش . ففى إمكانهم تدمير تلك التى نبتت ولكنهم دائماً لا يستطيعون مقاومة تلك التى ترقد ساكنة فى التربة .

---

(١) يوجد العديد من البذور التى تغطى بطبقات من مواد محتوية على مثبطات للإنبات خاصة فى بذور الثمار العصيرية فبذرة الطماطم داخل الثمرة يحيط بها مادة هلامية تحتوى على مثبط للنمو يمنع إنبات البذرة داخل الثمرة ولا تنبت البذرة إلا بعد إزالة وغسل هذه الطبقة .

سكون البذرة والإنبات Seed Dormancy and Germination

يمكننا تعريف عملية الإنبات بأنها الخطوات المتتابعة التى تبدأ بإمتصاص البذرة للماء والتى تقود إلى تمزق غطاء البذرة ببزوغ الجذير radicle (الجذر الجنينى – embryonic root) أو ببزوغ المجموع الخضرى Shoot[1] . ويصاحب تلك المظاهر المورفولوجية إنقسام وإستطالة وزيادة الخلايا مع زيادة النشاط الحيوى الأيضى (هضم الغذاء وتمثيله على سبيل المثال) . وبالرغم من أن تلك العمليات تبدأ قبل فترة من تمزق غلاف البذرة إلا أننا نحدد حدوث الإنبات المَرئي فى العادة بإدراك بزوغ الجذير . دعنا نتناول العوامل المختلفة المسببة للسكون والطرق المختلفة لكسر هذا السكون .

غياب بعض العوامل الخارجية التى تعتبر ضرورية للعملية والتى تسبب تَثبيط إنبات البذور ، وبالتالى فإن غياب كلاً من الماء ودرجات الحرارة المناسبة أو مخلوط الغازات المناسب كل ذلك يُثبط الإنبات . إلا أن العديد من البذور **ربما لاتَنْبُتُ** بالرغم من تعرضها لظروف بيئية تعتبر مثالية للإنبات وقد يرجع ذلك لوجود **عوامل ترتبط بالذور** نفسها . تلك العوامل قد تكون : صلابة **غطاء البذرة** hard seed coat ، **وهذا الغطاء قد** يكون **غير منفذٍ** للماء أو الغازات أو لكليهما معاً ، أو أن هذا الغطاء قد يكون من الصلابة بمكان بحيث أنه يقاوم فيزيقياً تمدد الجنين النامى ويمنع إختراقه لهذا الغطاء ، **أو عدم نضج الجنين** immature embryo ، والإحتياج إلى **فترة ما بعد النضج** a need for after ripening ، والإحتياج إلى **ضوء معين** specific light requirement ، والإحتياج إلى **درجات حرارة معينة** specific temperature reqiurement ، أو وجود مادة **مُثبطة للإنبات** .

غطاء البذرة الصلب Hard Seed Coat

يعتبر غطاء البذرة الصلب واحداً من العوامل الأكثر شيوعاً المصاحبة لسكون البذرة . ويمكن أن يكون غطاء البذرة الصلب هذا مسئولاً عن سكون البذرة من خلال **منع إمتصاص الماء ومنع تبادل الغازات** خاصة إمتصاص **الأوكسجين** بالإضافة إلى **المقاومة الميكانيكية** لنمو الجنين .

---

(١) يقصد بها هنا المجموع الخضرى الجنينى embryonic shoot – الريشة أو غمد الريشة أو الفلقات حسب نوعية الإنبات وتتابعه .

منع امتصاص الماء Inhibition of water absorption : العديد من النباتات قد تنتج بذوراً لها غطاء بذرة صلب غير منفذ للماء ، وتتضمن العائلة البقولية أكثر الأنواع فى هذا الشأن (14) ، وبالإضافة إلى ذلك فإن بذور العديد من أفرادها لها غطاء شمعى خارجى (25) ، بعض هذه البذور فى جملتها غير منفذ للماء[١] . عامل الصلابة فى غطاء البذور خاصية وراثية بالدرجة الأولى ، إلا أنه فى حالة واحدة على الأقل قد ثبت أن العوامل البيئية قد تسبب صلابة غطاء البذرة ، حيث لاحظ كروكر Crocker(6) أن بذور البرسيم الأبيض الحلو white sweet clover يكون غطاؤها صلباً عندما تنضج البذرة خلال الجو الحار والجو الجاف ، ولكنه يكون ليناً Soft عندما تنضج البذور خلال الجو المطير .

فى دراسة لهايدى Hyde (21) تناولت بعض البذور البقولية ، حيث شرح ميكانيكية شيقة عن التحكم فى دخول الماء إلى البذرة . ففى بذور بعض البقوليات (مثل الترمس شبه الشجرى (Lupinus arboreus)[٢] يدخل الماء فقط من خلال السرة hilum فقد وجد هيدى أن امتصاص هذه البذور للماء يُنَظم controlled بواسطة نسيج هجروسكوبى Hygroscopic يُكَون « شَق » (أو فتحة) السرة . وعندما تكون الرطوبة النسبية عالية ، فإن هذا النسيج ينتفخ ويسد فتحة السرة ويمنع إمتصاص الماء ، وعندما تكون الرطوبة النسبية مُنخفضة فإن « شق » أو فتحة السرة تُفتح وتسمح للبذور بالجفاف .

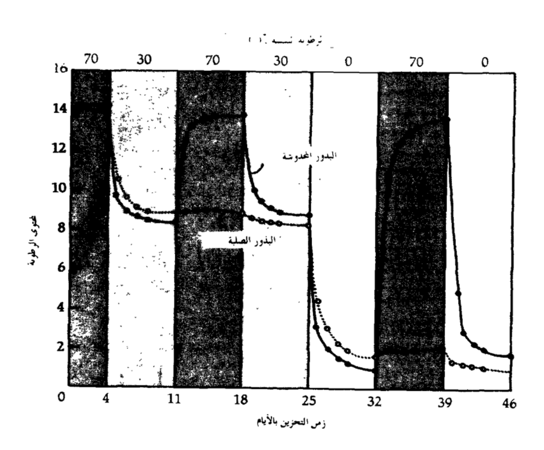
يمكن أن نؤكد أن تجفيف البذرة يعتبر نتيجة مؤكدة تحت هذه الظروف بواسطة قياس مُحتوى الرطوبة للبذور المخدوشة وغير المخدوشة scarified and unscarified seeds للبرسيم الأبيض white clover بعد وضعها تحت ظروف معدلات رطوبة نسبية مختلفة . وكما سنرى فيما بعد ، فإن البذور المخدوشة هى تلك البذور التى فيها أغطية البذور قد عولجت لتسمح بنفاذ الماء والغازات . وبذور البرسيم الأبيض تحتوى على نفس طراز الميكانيكية للتحكم فى إمتصاص الماء كما هو الحال فى بذور الترمس العملاق . شكل (٢٣ - ١) يوضح أن محتوى الرطوبة للبذور غير المخدوشة للبرسيم الأبيض لا ترتفع عندما تنقل البذور من رطوبة نسبية منخفضة إلى رطوبة نسبية عالية ، ودائماً تنخفض عندما تُنقل من رطوبة نسبية عالية إلى رطوبة نسبية مُنخفضة . مُحتوى الرطوبة للبذور

---

(١) أى البذور ذات الغطاء الصلب والبذور ذات الغطاء الشمعى .

(٢) نوع من الترمس العملاق .

المخدوشة على النقيض من ذلك حيث تزداد وتنقُص نسبياً بمعاملات الرطوبة كما لابد أن نتوقعه للبذرة المنفذة للماء .



شكل ٢٣ - ١ : التغيرات فى محتوى بذور البرسيم الأبيض من الرطوبة تعاقب نقلها إلى غرف ذات معدلات مختلفة من الرطوبة النسبية .

عن : E.O. Hyde. 1954 Ann. Bot. 18 : 241

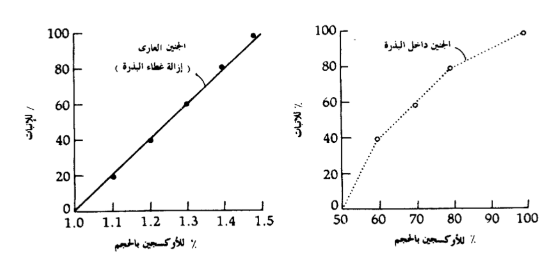
منع إمتصاص الغاز Inhibition of gas absorption : العديد من البذور المنفذة للماء غير منفذة للغازات (25) . فقد وجدنا المثل الكلاسيكى لهذا الطراز من عدم النفاذية فى « الشُبيط »[1] Cocklebur (Xanthium) . فى الثمرة الخشنة burr لنبات الشُبيط يوجد بذرتان واحدة تحمل علويا على الثمرة الخشنة تُسمى البذرة العلوية ، والثانية تُحمل سُفلياً على الثمرة الخشنة تُسمى البذرة السفلى .

---

(١) إحدى الحشائش الصيفية التى غالبا ما تنمو فى حقول القطن فى مصر وربما توجد فى بعض الدول العربية واسمه العربى يدل على وجود زوائد مخلفة للثمار تتعلق بالأجسام وهى إحدى وسائل إنتشار البذور والثمار . هذا النبات يتبع العائلة المركبة Compositae يوجد من هذا الجنس ثلاثة أنواع على الأقل تنمو برياً فى مصر .

وجد كروكر Croker (6) أن غطائى كلاً من البذرتين منفذٌ للماء . والبذرة السفلى تنبت تحت الظروف الطبيعية العادية من الرطوبة والحرارة ولكن البذرة العلوية لا تنبت تحت هذه الظروف الطبيعية مالم تُثْقَبُ أو يُزال غطاء (أو غلاف) البذرة . إلا أن البذرة العلوية عندما توضع تحت ظروف من الأوكسجين المرتفع فإنها تنبت فى الحال . وقد استنتج كروكر Croker أن غلاف البذرة العلوية يحد من إمداد الجنين بالأوكسجين حيث أن الإحتياج الأدنى من الأوكسجين اللازم لعملية الإنبات لا يصل إلى هذا الجنين ، وأن وضع البذرة تحت ظروف تركيز مرتفع من الأوكسجين يساعد ويعمل على إمداد الجنين بهذا الحد الأدنى اللازم للإنبات .

الدراسات التى قام بها شَلْ Shull (36, 37) وثورنتون Thornton (39) قد أيدت ملاحظات كروكر ، حيث لاحظ هذان الباحثان أن كلاً من أجنة البذور العلوية والسفلية المنزوعة من بذورها (أى العارية naked embryos) لها احتياجات أقل بكثير من الأوكسجين عن تلك الأجنة التى توجد داخل بذورها ، وعندما تزداد درجات الحرارة فإن إحتياجات الأوكسجين لهذه الأجنة تتناقص ، حيث يحتاج الجنين العادى للبذرة العلوية إلى ١,٥٪ أوكسجين عند درجة حرارة ٢١°م بينما تكون هذه النسبة ٠,٩٪ فقط عند ٣٠°م لكى تكون نسبة الإنبات ١٠٠٪ . عند ترك البذرة العلوية كاملة أى دون نزع جنينها من داخلها فإن احتياجاتها من الأوكسجين لكى تنبت يزداد



شكل ٢٣ - ٢ : تأثير الأوكسجين على إنبات البذرة العلوية للشبيط . تحت ظروف درجة الحرارة ٢١°م . لاحظ الإختلاف البَيِّن للاحتياج إلى الأوكسيجين للإنبات بين الجنين العارى (أى المنزوع من البذرة) وبين البذور الكاملة (أى غير المنزوع منها الجنين الذى يوجد داخل البذرة) .

من نتائج N.C. Thornton 1935 Contri. Boyce Thompson Inst. 10 ; 201.

بدرجة ملحوظة ، حيث تحتاج إلى أوكسجين نقى (أى ١٠٠٪ أوكسجين) عند درجة ٢١° م ، و ٨٠٪ أوكسجين عند درجة ٣٠° م لإعطاء نسبة إنبات ١٠٠٪ . شكل (٢٣ – ٢) يوضح بعض نتائج ثورنتون . ونحن لا نعرف حتى الآن هل أن توقف إمداد الجنين بالأوكسجين الذى يسببه غطاء البذرة يعوق النشاط الأيضى إلى درجة توقف الإنبات أو أن التركيز العالى من الأوكسجين له وظيفة أخرى تُحفِز الإنبات . قد أوضح وارينج وفودا Wareing and Foda (53) أن الإمداد العالى من الأوكسجين يسبب أكسدة مثبط يوجد فى البذرة العلوية وبالتالى يسمح بالإنبات .

المقاومة الميكانيكية لنمو الجنين Mechanical restriction of embryo growth : غلاف البذرة قد يكون منفذاً لكل من الأوكسجين والماء إلا أن البذور لا تزال فى حالة سكون وذلك بسبب المقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة لنمو الجنين . على سبيل المثال حشيشة الخنزير[1] pigweed (Amaranthus retroflexus) لها غلاف بذرة منفذ للأوكسجين والماء ولكنه من القوة بحيث أنه يقاوم تمدد وخروج الجنين(26) ، وربما تظل هذه البذور ساكنة فى بعض الأحيان ولكنها تحتفظ بحيويتها لعدة سنوات .

والسكون وطرق التخزين قد تمد حيوية البذور لمدة قد تطول إلى ١٠٠٠٠ سنة. فقد لوحظ أن البذور الجافة قد تظل فى التربة لمدة ٣١ سنة وتظل بحيويتها ، وفى التخزين المعملى الجاف قد تصل لمائة عام ، أما فى المستنقعات العضوية والتربة المجمدة فتعيش أطول من ذلك بكثير .

التَخدِيش[2] Scarification : حيث أن الإنبات يُثبط بالمقاومة الميكانيكية لغلاف البذرة أو عدم نفاذية هذا الغلاف للماء والأوكسجين ، فإن السكون ربما يكْسر بتخديش غلاف البذرة . وهذا الإصطلاح (التخديش scarification) يُطلق على أى طريقة تُعيد إلى غطاء البذرة نفاذيته للماء والأوكسجين أو تمزق غطاء البذرة ليسمح للجنين بالتمدد والنمو

---

(١) إحدى حشائش أمريكا الشمالية وقد سجل وجوده فى مصر لكن دون تحديد منطقة تواجده يتبع العائلة Amaranthaceae .

(٢) المقصود من هذه العملية هو إضعاف غلاف البذرة الصلب وعمل خدوش به .

ولا يُعيقهُ فيزيقياً . هذه العملية يمكن إجراؤها فى المعمل بسحج « أى بالكشط – أو السنفرة abrasion أو بتقطيع Cutting غلاف البذرة أو بالمعاملة الكيميائية . عملية التخديش هذه يمكن تقسيمها على وجه التقريب إلى : التخديش الميكانيكى والتخديش الكيميائى .

التخديش الميكانيكى للبذور ذات الغطاء الصلب ما هى إلا أى معاملة للبذور تؤدى إلى إحداث تشققات أو إحداث خدوش أو تضعف من صلابة غطاء البذرة ، مثل رَجْ (shaking) البذور مع بعض مواد السَحج « مثل الرمل » أو إحداث شقوق فى الغطاء بإستخدام السكين ومثل هذه المعاملات تؤدى إلى تحفيز الإنبات بتقليل مقاومة البذرة لإمتصاص الماء أو الأوكسجين ، وتسمح بتمدد الجنين النامى .

التخديش الكيميائى هو أيضاً طريقة مؤثرة لكسر السكون الناشىء عن صلابة غطاء البذرة . فغمس البذور فى حمض قوى مثل حمض الكبريتيك أو المُذيبات العضوية مثل الأسيتون أو الكحول ثم الغسيل الجيد للبذور بالماء يمكن أن يكسر هذا الطراز من السكون . وحتى الماء المغلى يمكن أن يكون معاملة ناجحة فى هذا الشأن . وكما هو الحال فى التخديش الميكانيكى فإن التخديش الكميائى يكسر السكون بإضعاف غطاء البذرة أو بإذابة المواد الشمعية التى تعوق نفاذية الغطاء للماء .

تتم هذه العملية طبيعياً بالظروف الحامضية والنظم الإنزيمية التى توجد فى الأجهزة الهاضمة digestive tracts للطيور والحيوانات الأخرى[1] كما تتم هذه العملية طبيعياً بالتغيرات الفجائية فى الحرارة وبتأثير الفطريات والكائنات الدقيقة الأخرى . وفى بعض بقاع العالم فإن بذور معينة تحتاج إلى النار للتخديش . هذه البذور لها حدة تنافسية competitive edge فى الحال بعد التعرية denudation للمساحات الخضراء الكثيفة .

الجنين غير الناضج Immature Embryo

ربما يرجع عجز البذرة عن الإنبات للإنمائية الجزئية أو التطور الجزئى للجنين (أى أن الجنين غير تام النمو) ، وسوف يحدث الإنبات فقط عندما تكتمل إنمائية وتطور هذا

---

(١) بالطبع تلك الطيور والحيوانات التى تتغذى على مثل هذه البذور أو الثمار التى لها غطاء بذرة صلب وتخرج معَ براز تلك الحيوانات وهى إحدى وسائل انتشار البذور وتكسر طور السكون الناشىء عن صلابة غطاء البذرة .

الجنين ، وقد تحدث إنمائية وتطور الجنين خلال أو قبل عملية الإنبات (25) . والسكون الناشىء عن عدم نضج الجنين ربما يوجد بين أفراد العائلة الأُركيدية Orchidaceae والهالوكية Orobancheae بالإضافة إلى بعض أنواع لسان العصفور (Fraxinus) والرننكيل[1] (Ranunculus). والسكون الذى يرجع إلى عدم نضج الأجنة يمكن كسره فقط بالسماح للجنين بإكتمال إنمائيته وتطوره داخل البذرة فى الظروف البيئية المفضلة للإنبات .

فترة ما بعد النضج والتنضيد[2] Afterripening and Stratification

عدد كبير من النباتات تنتج بذوراً لا تستطيع الإنبات فى الحال ولكن تستطيع ذلك بعد فترة من الزمن تحت الظروف العادية للإنبات . ولكى ينبت هذا الطراز من البذور فلابد أن تمر فترة ما بعد النضج afterripening (لإنماء تطور الجنين) . فترة ما بعد النضج[3] تحدث فى الطبيعة خلال الفترة بين تساقط البذرة إلى التربة فى الخريف وإنباتها فى الربيع ، وخلال هذه الفترة تغطى البذور بالمخلفات العضوية فى الغالب ، وثلوج الشتاء .

فترة ما بعد النضج تحدث فى بعض الأنواع خلال التخزين الجاف ، أما فى البعض الآخر خلال الحرارة المنخفضة والرطوبة – تلك العملية التى تعرف بالتنضيد . والتنضيد (الكمر) الطبيعى يحدث عندما تسقط البذور فى الخريف وتغطى بالتربة الباردة والمخلفات (العضوية) والثلوج . وقد تعلمنا من الطبيعة أمثلة للتنضيد وقد طورنا هذه الطرق واستنبطت طرق تنضيد صناعى جيدة ، وفى التنضيد (الكمر) الصناعى توضع طبقات من البذور تتبادل مع طبقات من الإسفجنم المُرطب[4] moistened sphagnum أو الرمل أو أى مادة مناسبة أخرى ، ثم تُخزن تحت درجات حرارة منخفضة . تأثير التنضيد الصناعى على إنبات الصنوبر الصلب (Pinus rigida) يمكن أن ترى فى شكل ٢٣ – ٣ .

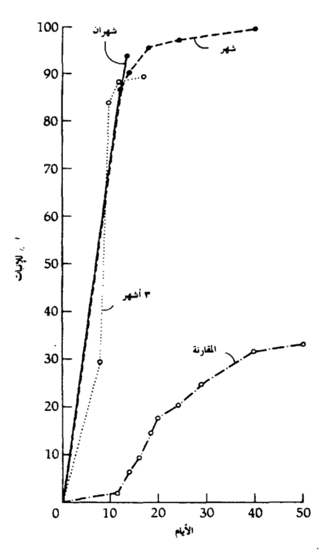
---

(١) يتبع هذا الجنس العائلة الشقيقية Ranunculaceae ويوجد العديد من أنواعه كحشائش وقد تعرف أحياناً بإسم الزغلنتة بين المزارعين وقد تعرف عربيا أيضاً باسم الشقيق وبعض هذه الأنواع تنمو بريا فى مصر .

(٢) كلمة التنضيد تعنى وضع طبقة فوق طبقة وهذه الكلمة تعرف بالكمر بين المزارعين .

(٣) يرى العديد من الباحثين أن الجنين غير الناضج ما هو إلا جنين ناقص التكوين أو الجنين المحتاج إلى فترة ما بعد النضج فهو مكتمل النمو المورفولوجى ، وغير مكتمل فسيولوجياً .

(٤) المخلفات العضوية للعديد من النباتات خاصة أنواع خاصة من الحزازيات Mosses يعرفها البستانيون جيداً .

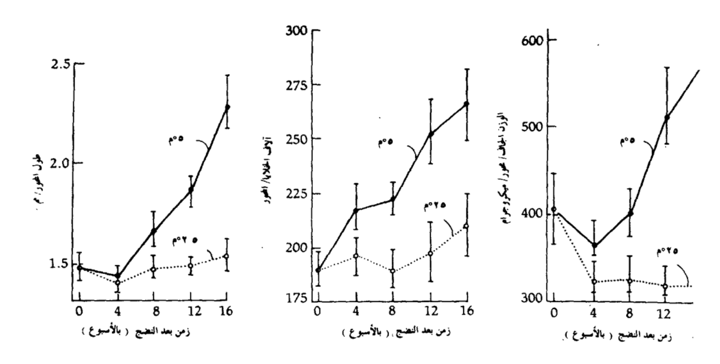


شكل ٢٣ – ٣ : تأثير التنضيد الصناعي (الكمر الصناعي) عند درجة ٥°م لمدة ١ و ٢ و٣ أشهر على إنبات بذور الصنوبر الصلب (Pinus rigida) .

عن W. Crocker. 1948. Growth of Plants. New York : Reinhold.

العديد من الباحثين الذين يُرْجِعُونَ فترة ما بعد النضج إلى السكون أو فترة الراحة،إلا أنهم يصرون على أن شيئاً ما لايحدث داخل الجنين خلال هذه الفترة . إلا أن العديد من الدراسات قد أوضحت نشاطاً فسيولوجياً مميزاً يمكن أن يلاحظ خلال تلك الفترة (29, 31) . شكل ٢٣ – ٤ يوضح تأثير ما بعد النضج والحرارة على نمو محور جنين بذور الكريز cherry . خلال هذه الفترة يحدث انتقال واسع للمركبات من الخلايا المخزنة إلى الجنين ، ويتراكم السكر ويحدث هضم لمختلف الدهون المخزنة .

وعملية التنضيد (الكمر) ربما تؤثر فى اختفاء المثبطات وبناء منشطات النمو مثل الجبريلينات والسيتوكينينات gibberellins & cytokinins . وبالتأكيد تغيرات متعددة فى مستويات والتحولات الداخلية للمواد الغذائية تأخذ طريقها خلال تلك الفترة .



شكل ٢٣ – ٤ : تأثير زمن ما بعد النضج والحرارة على النمو والوزن الجاف للمحور الجنينى لبذور الكريز .
عن : B.M. Pollock and H. Olney. 1959. Plant Physiol. 34:131.

الإحتياجات الضوئية للإنبات Light Requirements for Germination

فيما يختص بالإنبات ، فإن البذور تتباين بوضوح فى استجابتها للضوء . بعض البذور لها إحتياج مُطلق وتام للضوء لكى تنبت . فى بعض البذور الأخرى فإن تعريضها للضوء يمنع ويثبط إنباتها . فى البعض الآخر ، فإن الإنبات يكون مصاحباً للإستجابية للفترة الضوء تعاقبية – أى تعاقب فترات النهار والظلام . وتحديد أو تقدير إحتياجات البذرة للضوء من التعقيد بمكان – ففى الحقيقة فإن الحرارة ربما تتداخل وتتفاعل مع فعل الضوء فى إنبات البذرة .

وكما هو الحال فى معظم الدراسات التى تتضمن الضوء كعامل مُحفز ، فإن التجارب العديدة قد تناولت بقدر كافٍ التأثير الأكثر لطول الموجيات الضوئية . وقد لوحظ من قبل أن الضوء (الأحمر – والأحمر البعيد) يعمل من خلال الفيتوكروم فى تنظيم الإنبات فى بذور الخس (صنف جراند رابدز Grand Rapids) .[1] إلا أننا لم نذكر تأثير زمن تشرب الماء قبل المعاملة بالضوء وتغيرات الحرارة على إنبات بذور الخس من هذا الصنف .

(١) إسم هذا الصنف إذا ما قدر له أن يترجم عربياً هو « الكبير السريع » .

وجد بورثويك وزملائه Borthwick and Colleagues (4,5) أن استجابة بذور الخس للضوء تتأثر وتتحور بكمية الزمن الذى يُسمح فيها للبذور بتشرب الماء قبل التعريض. تشجيع الضوء الأحمر للإنبات يزداد مع وقت التعريض لتشرب الماء حتى عشر ساعات، وعند هذه النقطة نصل إلى الذروة القصوى. إلا أنه إذا سمح للبذور بتشرب الماء لأكثر من عشرين ساعة فإن الاستجابة للإنبات تفشل. وعلى النقيض من ذلك، فالتأثير المُثبط للإشعاع الأحمر البعيد له ميل للتناقص كلما زاد زمن التشرب حتى عشر ساعات. مع استبقاء هذا التناقص، فإن حساسية بذور الخس للإشعاع الأحمر البعيد تزداد عندما تتشرب البذور الماء لأكثر من عشرين ساعة.

تأثيرات الحرارة على الإنبات Effects of Temperature on Germination

التحكم الضوئى فى إنبات البذور فى العديد من الحالات مرتبط بالحرارة كما هو واضح من البيانات فى جدول ٢٣ – ١، والتى توضح تناقص فى الحساسية إلى الضوء وذلك بالزيادة فى درجة الحرارة فوق ٢٥° م (42).

جدول ٢٣ – ١ : تأثير الحرارة على التحكم الضوئى فى إنبات البذرة لصنفين من بذور الخس بعد التعرض للضوء الأحمر أو الإظلام. والصنفان هما وايت بوستون White Boston، جراند رابدز Grand Rapids

الصنف ودرجة حرارة الإنبات (° م)	البذور المستنبتة تحت ظروف الإضاءة (٪)	
	أحمر	إظلام
وايت بوستون		
10	99	95
15	99	78
20	98	57
25	1	0
جراند رابدز		
15	94	52
20	96	40
25	96	10
30	1	0

المصدر من : **Source: From E.H. Toole. 1959. Page 89 in R.B. Withrow, ed., Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals. Westview Press. Copyright 1959 by the American Association for the Advancement of Science**

مثالاً آخر أكثر تعقيداً عن التفاعل المشترك للحرارة والضوء يمكن أن يوجد فى إنبات بذور حشيشة الفلفل[1] pepper grass (Lepidium verginicum) . يصل الإنبات إلى أقصى معدلاته لو حفظت البذور تحت درجات تبريد قبل تشعيعها بالضوء الأحمر وعند درجات الحرارة المرتفعة لفترة زمنية بعد تشعيعها (46). وجدول ٢٣ – ٢ يوضح هذه العلاقة .

جدول ٢٣ – ٢ : التفاعل التبادلى بين الضوء والحرارة فى إنبات بذور حشيشة الفلفل . تم تشعيع البذور بالضوء الأحمر فى المنطقة ما بين ٥٨٠٠ إلى ٧٠٠٠ أنجستروم .

الحرارة فى اليومين الأولين (° م)	الحرارة فى اليوم الثالث إلى السادس (° م)	(الإنبات) البذور المشععة	البذور غير المشععة
15	15	37	0
25	25	41	0
15	25	92	0
25	15	32	0

مصدره عن : **Source: From E.H. Toole et al. 1955. photocontrol of (Lepidium) seed germination. Plant Physiol. 30:15**

فى شرح إنبات بذور الأنواع المختلفة فقد رأينا أهمية الحرارة فى إطالة أو كسر السكون . وتحتاج عديد من البذور فترة من التبريد الشديد تحت ظروف رطبة قبل أن يأخذ الإنبات المناسب والكافى طريقه . فى الطبيعة والتنضيد الصناعى هذا الإحتياج مُرضى وكافٍ . وبعد كفاية متطلبات البرودة فإن الإنبات فى معظم الحالات يأخذ طريقه بكفاءة عالية عند درجة حرارة حوالى ٢٠° م .

---

(١) يتبع العائلة الصليبية cruciferae – لا يوجد هذا النوع فى مصر إلا أن هناك أنواع أخرى منه تنمو بريا كحشائش منها ما يعرف باسم الحارة أو حب الرشاد أو الكبر أو الجنب أو الرشاد أو الملوة والنوع المصرى يتبع (L. sativum).

فى بعض البذور ، تتعدل وتتحور إحتياجات البذرة للبرودة بعمر البذرة . على سبيل المثال بذور الخردل الهندى[١] (Brassica juncea) تحتاج إلى برودة بعد الحصاد مباشرة وتتناقص إحتياجات البرودة هذه مع عمر البذرة (45) . بعد الحصاد مباشرة تنبت ٩٧٪ من البذور عند درجة حرارة ١٠°م أو ١٥°م . إلا أنه بعد ثلاثة أسابيع فإن ٩٥٪ من البذور تنبت عند ٢٥°م . وحساسية البذور للحرارة العالية تتباين بشدة . ففى البعض يمكن أن تطول لمدة كبيرة ، وفى البعض الآخر – على سبيل المثال الخردل الهندى (Brassica juncea) تفقد هذه الحساسية فى ثلاثة أسابيع .

فى العديد من البذور التبادل التغيرى فى الحرارة يعطى أقصى إنبات . ففى بعض الحالات ، كما هو الحال فى حشيشة (جازون) جون[٢] (Poa pratensis) ، فالتبادل بين درجات الحرارة المنخفضة والمرتفعة والمعادة عدة مرات تعطى أفضل نتائج الإنبات . على سبيل المثال ، التبادل المفرد من ١٥° م إلى ٢٥° م المرتبط مع المعاملة الضوئية لبذور حشيشة الفلفل يمكن أن تزيد معنوياً الإنبات (أنظر جدول ٢٣ – ٣) .

درجات الحرارة المنخفضة تُحفز وتُشجع إنبات بذور الخس (صنف جراند رابدز) ذات الحساسية الضوئية ، والحرارة المرتفعة تثبطها . الحرارة المنخفضة يمكن أن تحل محل التأثير المشجع للضوء الأحمر لبذور الخس الحساسة ضوئياً (22) . التأثير المشجع للحرارة المنخفضة على إنبات بذور الخس أقل كفاءة فيما يختص بالزمن عن تلك للتأثير المشجع للضوء الأحمر . لابد أن نَعى جيداً من جدول ٢٣ – ٣ أن التشعيع بالأحمر البعيد لا يمكن أن يضاد (أو يعاكس) التأثير المشجع لدرجات الحرارة المتخفضة ، وبالتالى يُقترح أن التنشيط الناشىء عن الحرارة المنخفضة على الإنبات لا يُتحكمُ فيها عن طريق الفيتوكروم (3,22) .

---

(١) يعرف هذا النبات باسم الموستاردة الهندى Indian mostard ، أو الموستاردة الورقية leaf mostard وهو يزرع أساساً فى الهند كمحصول زيت وموطن هذا النبات فى الغالب أفريقيا وتحتوى أوراقه على جلوكوسيد سينجرين glucoside sinigrin – يجب أن يلاحظ أنه يوجد منه أصناف نباتية متعددة .

(٢) يتبع هذا النبات العائلة النجيلية Gramineae وقد يعرف اسمه أيضاً بحشيشة كينتوكى الزرقاء Kentucky blue grass أو حشيشة جون June Grass وهو من نباتات المسطحات الخضراء (جازون) وأيضاً من نباتات المراعى – توجد بعض أنواع هذا الجنس فى مصر حيث تنمو برياً وقد تعرف بين العامية والمزارعين بالسَبّل (سِبِل) أو أبو الحُصين .

جدول ٢٣ – ٣ : تأثير الضوء الأحمر البعيد على إنبات بذور الخس (صنف جراند رابدز) المعاملة بدرجة حرارة منخفضة (٢° م) . التشعيع لمدة ٥ ق بالأحمر البعيد قد أعطى عند درجة حرارة ٢٥° م إما مباشرة قبل أو مباشرة بعد المعاملة بالبرودة . بذور المقارنة تشربت الماء وأُنبتت عند ٢٥° م وشُعِعَت بالضوء الأحمر أو الأحمر البعيد لمدة ١,٥ ساعة بعد بداية النقع . النسبة المئوية للتثبيط للمعاملة بالأحمر البعيد ، قُدِرت بالنسبة لما يقابلها من بذور المقارنة المعرضة للإظلام .

التثبيط ، ٪	الإنبات ، ٪	المعاملة قبل النقل النهائى إلى ٢٥° م للإنبات
80	6	١ يوم عند ٢° م ثم الأحمر البعيد
—	30	المقارنة الظلامية
73	14	١,٥ ساعة عند ٢٥° م ثم الأحمر البعيد ، ثم يوم واحد عند ٢°م
—	51	المقارنة الظلامية
23	59	٣ أيام عند ٢° م ثم الأحمر البعيد
—	77	المقارنة الظلامية
29	65	١,٥ ساعة عند ٢٥° م ، ثم الأحمر البعيد ، ثم ثلاث أيام عند ٢° م .
—	92	المقارنة الظلامية
—	92	٢٥° م مقارنة ، ٥ دقيقة أحمر
70	5	٢٥° م مقارنة ، ٥ دقيقة أحمر بعيد .
—	17	٢٥°م ، مقارنة ظلامية

مصدرها من : H. Ikuma and K.V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. Plant Physiol. 39:756

الكيماويات والإنبات Chemicals and Germination

مُشجعات الإنبات Germination Promoters

تشجيع الإنبات بواسطة مختلف المواد قد أثبتت على العديد من البذور المختلفة منذ وقت طويل . ومن بين العديد من هذه المنشطات أو المشجعات للإنبات المعروفة ، فإن الأكثر شيوعاً والواسعة الاستخدام هى نترات البوتاسيوم(KNO_3) والثيويوريا thiourea $(NH_2—C(=S)—NH_2)$ والإثيلين C_2H_4 ethylene والجبريلينات gibberellins والكينتين Kinetine . وتتميز الثيويوريا ، والجبريلينات والكينتين فى كونها أن لها فى بعض الحالات

أن تحل محل الإحتياجات الضوئية للبذور الحساسة ضوئياً . كيفما كان هذا صحيحاً أو غير صحيح فإن هناك جدلاً عنيفاً حول هذا الموضوع . ومع ذلك هذه المركبات قد ثبت أنها تحل محل تأثير الإظلام المشجع للإنبات .

مثبطات الإنبات Germination Inhibitors

العديد من المركبات يمكن أن تثبط الإنبات . أى مركب سام بصفة عامة لأى عمليات أساسية للحياة سوف يؤدى بالطبع إلى منع الإنبات وسوف يقتل البذور لو كان موجوداً بكمية كبيرة . وليس هذا بموضوعنا ولن نهتم بهذا الطراز من المثبطات ، إلا أننا سوف نتناول فى الحديث عن تلك المثبطات التى تنتج طبيعياً داخل البذور . هذه المركبات هي فى العادة المسببة للسكون وهى فى العادة تعمل على حجز أو إعاقة بعض العمليات الأساسية للإنبات . ومثبطات الإنبات الطبيعية لا تقلل حيوية البذور ولا تسبب أى تشوهات فى البادرات بعد الإنبات .

لا ترتبط أو تتحدد مثبطات الإنبات الطبيعية بجزء معين فى البذرة وربما توجد فى التراكيب المغلفة للبذرة (على سبيل المثال القُنْبُعَات glumes المغلفة لحبوب الشوفان oat والمحتوية على مثبط) . ومثبطات الإنبات توجد فى لُبْ pulp أو عصير Jiuce الثمار المحتوية على البذور ، وفى غطاء البذرة ، وفى الأندوسبرم endosperm ، وفى الجنين وهكذا . درس إفينارى Evenari (12) مثبطات الإنبات وقد وجد أن وجود تلك المثبطات شائع وواسع الإنتشار بين النباتات . بعض مثبطات الإنبات الطبيعية التى تم تحديدها والتى تم التعرف على تركيبها هى : الكومارين Coumarin ، حمض الباراسكوربيك parascorbic acid[1] ، والأمونيا ammonia ، وفثاليدس phthalids ، حمض الفيروليك ferulic acid ، وحمض الأبسيسيك (ABA) . ومن المحتمل أيضاً مجموعة من المثبطات العديدة والتى تتضمن المركبات المُطلِقَةُ للسيانيد cyanide- releascing والمطلقة للأمونيا ammonia- releasing ، والمركبات الفينولية phenolic compounds ، وأشباه القلويدات (الألكالويدات alkaloids) والأحماض العضوية organic acids ، والزيوت oils . إلا أن حمض الأبسيسيك هو المثبط الطبيعى الأكثر إنتشاراً .

---

(١) إحدى مشتقات فيتامين جـ (derivative of vitamin C)

العديد من مثبطات الإنبات يمكن أن تخرج من نبات ما وربما تثبط النمو أو إنبات البذور لنبات من نوع آخر . النباتات التى تُظهِر هذا الطراز، من السلوك التنافسى competitive behavior يطلق عليها ،الأليلوباثيك، allelopathic[(١)] (أى المنافسة بالمثبطات) ، وبالتأكيد هذا الطراز له تطبيقات بيئية ويشد انتباه العلماء المشتغلين « بالتتابع الترتيبى التقسيم حيوى » "biosystematics" .

أما بخصوص مثبطات الإنبات الصناعية ، فلابد أن نذكر أن المبيدات العشبيه[(٢)] التجارية commercial herbicides هى فى العادة مثبطات إنبات . على سبيل المثال المبيد العشبى مثل (٢ ، ٤ – د – 2,4- D)[(٣)] ، يمنع إنبات بذور الحشائش (العشبيات)، وبالتالى لابد ألا يستخدم حتى يتم تثبيت الكساء الأخضر .

عند تركيز منخفض جداً – بين خمسة إلى عشرة جزء فى المليون من حمض الأبسيسيك يمنع ويثبط بالكامل إنبات بذور الخس للسلالات أتراكشن[(٤)] Attraktion وسلالة هولبلاترجر باتر Holblättriger Butter[(٥)] . أوضح سانكهلا وسانكهلا (35) Sankhla and Sankhla أن التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك على إنبات بذور الخس يمكن أن يوقف بالكامل بتركيزات من الكينتين صغيرة جدا كواحد جزء فى المليون وفى نفس الدراسة تَضاد الفعل بالجبريلين على التأثير المثبط لحمض الأبسيسيك لم تُثبتُ . كل من الكينيتين والجبريلين تُعرفان جيداً بتأثيرهما المحفز فى إنبات بذور الخس .

سكون البراعم Bud Dormancy

قبل زيادة النمو الخضرى أو النمو الثمرى ، فإن براعم العديد من الأنواع النباتية تدخل فى فترة سكون ، وهى شائعة فى نمو أشجار المنطقة المعتدلة حيث تدخل براعم الأشجار إلى حالة السكون فى نهاية الصيف وخروجها من هذه الحالة خلال الربيع التالى لإعطاء

(١) هذه الكلمة لاتينية من شقين – allelo وهى تعنى من نوع لآخر ، و pathy أى المعاناة أو المرض وإذا ما أردنا أن نجد لها ترجمة عربية فيمكن أن يقال عنها المعاناة من الآخرين . إلا أن هذا التعبير لا يعبر عن هذه العملية ويمكن التعبير عنها تجاوزاً المنافسة بالمثبطات .

(٢) قد يطلق عليها مبيدات الحشائش weed killers أى قاتلات الحشائش .

(٣) اسمه بالكامل ٢ ، ٤ – دى كلورو فينوكسى حمض الخليك 2,4- Dichlorophenoxy acetic acid .

(٤) اسم السلالة تعنى الخس الجذاب .

(٥) إسم ألمانى أى الزُبْد .

نموات ورقية وزهرية جديدة . سكون البراعم لهذا الطراز ربما يُكسر عادة بالمعاملة بالبرودة مشابهاً فى ذلك إلى حد ما ذلك الذى يظهر فى احتياجات البرودة لإنبات البذور . العديد من أنواع الأشجار ذات البراعم الساكنة ربما تظل فى هذه الحالة الساكنة إلى الأبد لو أمدت بالدفء الصناعى داخل الصوب الزجاجية ، إلا أنها لو عُرضَت للحرارة المنخفضة . (من صفر° م إلى ١٠° م) لفترة من الزمن ثم أُعيدت مرة أخرى إلى ظروف الدفء ، فإن السكون يُكسر ويبدأ النمو .

وبالإضافة إلى الحرارة ، فإن كلاً من التأقت الضوئى وقلة الماء المُيسر تُؤثران على سكون البراعم . فى المناطق المعتدلة العامل الأكثر أهمية فى تنظيم سكون البراعم هى فترة الإضاءة .

التأقت الضوئى وسكون البراعم Photoperiodism and Bud Dormency

من التضليل بمكان أن يعين الدور العام للحرارة المنخفضة فى إستمالة السكون وفى كسر هذا السكون . إلا أنه فيما يختص بالدخول فى السكون ، فإن براعم الأنواع الخشبية أكثر استجابة لفترة الإضاءة عن تأثير البرودة كما نُشر بواسطة وارينج (52) Wareing . تقصير فترة النهار المصاحبة لقدوم الخريف والشتاء هى العامل الهام فى سكون البراعم للأنواع الخشبية . أوضح وارينج Wareing (50, 51) أن سكون البراعم فى الأنواع الخشبية ما هى إلا ظاهرة ضوء تأقتية تلك التى يتسبب فيها قصر طول النهار أما النهار الطويل فإنه يُنهى حالة السكون .

إدراك الاستحثاث الضوئى Perception of Light Stimulus

ليست فى كل حالات سكون البراعم تكون الأوراق هى العضو المسئول عن الإدراك والإحساس بالفترة الضوئية . فى بعض الحالات يستحث سكون البراعم بعد سقوط الأوراق . أذاب وارينج Wareing (51) مشكلة كيفية إرتباط التأقت الضوئى بسكون البراعم فى غياب أعضاء إدراك التأقت الضوئى المألوفة . فقد وجد أن براعم البادرات المنزوعة الأوراق للزان الأوروبى beech (Fagus sylvatica)[1] قادرة على إدراك الفترة

(١) يتبع هذا النبات عائلة الزان Fagaceae وهو نبات ينمو فى غابات المنطقة المعتدلة ويستخرج منه خشب الزان المستخدم فى صناعة الأثاث .

الضوئية وبالتالى تسبب كسر السكون تحت ظروف النهار الطويل وتستمر فى السكون تحت طول نهار ١٢ ساعة أو أقل أنظر جدول (٢٣ - ٤) . بالإضافة إلى ذلك فإن براعم الزان ربما تكسر السكون فى غياب المعاملة بالحرارة المنخفضة . حيث تعمل حرشفيات Scales البرعم كأعضاء مستقبلة للضوء . إلا أنه فى نباتات عديدة أخرى فإن الأوراق تعتبر الأعضاء الأساسية فى الإدراك والفيتوكروم هو المستقبل الكيميائى الأساسى فيما يختص بسكون البراعم .

جدول ٢٣ - ٤ : تأثير طول الفترة الضوئية على كسر السكون فى براعم الزان .

الزمن لـ ٥٠٪ من النباتات التى أظهرت كسر السكون	عدد النباتات المكسورة السكون بعد ٤٦ يوم	العدد الكلى للنباتات	فترة الإضاءة اليومية بالساعات
—	0	11	12
46	5	12	16
14	9	11	20
14	11	11	24

مصدرها من : P.F. Wareing. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of (Fagus sylvatica) . Physiol. Plant. 6:692

وكما هو الحال فى التزهير فإن استجابية البراعم للتأقت الضوئى يتحكم فيها كاملة طول فترة الإظلام وليس طول مدة الإضاءة . وجد وارينج Wareing (50) أنه بالرغم من أن براعم الزان الأوروبى تظل ساكنة تحت فترات الإضاءة القصيرة ، إلا أن تبادل فترات إضاءة قصيرة مع فترات إظلام قصيرة تكسر السكون . وقد أوضح أيضاً كيف أن كسر استمرارية الظلام الطويل (والتى تحفظ البراعم فى حالة سكون طبيعى) وذلك بواسطة الكسر بالضوء لمدة ساعة فإن ذلك كافياً لكسر السكون .

الهرمونات المحثة للسكون Dormancy- Inducing Hormones

تدل الملاحظات القوية فى سكون البراعم أن الأوراق والبراعم هما الأعضاء المدركة للفترة الضوئية . وبالتالى فإن السكون ينتهى بعد استقبال الفترة الضوئية المحثة . وقد بنى ذلك الإفتراض الذى يدعو إلى أن إستقبال المؤثر المحث يسبب تغيرات معينة والتى تقود إلى إنتاج الهرمونات المحثة للسكون . همبرج Hemberg (17, 18, 19) أيد الإفتراض بأن

سكون البراعم فى النباتات الخشبية يتم التحكم فيه عن طريق مثبطات نمو تنتج فى البراعم . وقد بنى إقتراحه على الحقيقة بأن مستوى مثبط النمو يزداد مع السكون ويتناقص مع كسر السكون . وعلى ضوء أبحاث همبرج أجرى الباحثون عدة دراسات على مختلف الأنواع الخشبية لربط مستوى المثبطات الطبيعية مع استحثاث أو كسر السكون (3, 20, 23) . ولتأييد مناقشتنا السابقة على دور التأقت الضوئى فى سكون البراعم ، فقد لاحظ الباحثون أن استحثاث النهار القصير لسكون البراعم فى بعض الأنواع يكون متوازياً ومصاحباً بالزيادة فى معدلات المثبطات فى البراعم والأوراق (27, 30, 34) .

فى بعض النباتات الإرتباط العالى يبدو أنه يظهر بين وجود حمض الأبسيسيك وسكون البراعم . لاحظ الباحثون أن استخلاص عصارة الخشب للنباتات ذات البراعم الساكنة تحتوى على معدل أعلى من حمض الأبسسك عن تلك العصارة للنباتات ذات البراعم غير الساكنة ، كما أن نمو البراعم لا يبدأ إلا بعد هبوط مستوى حمض الأبسيسيك

فى الدراسات المبكرة لإيجلز ووارنج Eagles and Wareing (11) فقد وجدا أن تأثير حمض الأبسيسيك على استحثاث سكون البراعم يمكن التغلب عليه بإضافات من حمض الجبريليك . هذه الحقيقة تدل على أن الجبريلينات ربما تشترك فى تنظيم سكون البراعم المعاملة بالبرودة اللازمة للعديد من البراعم لكسر السكون ربما تعنى استحضار الجبريلينات الطبيعية إلى مستوى لازم لكسر السكون . وحقيقة ارتفاع تركيز المواد الجبريلينية التشابه gibberellin-like قد وجدت فى النباتات المزهرة ذات احتياجات البرودة عن النباتات غير المزهرة (13,28) ، وذلك يؤيد أن مستوى الجبريلينات الطبيعية يزداد بانخفاض الحرارة ، بالتالى فإن سكون البراعم فى بعض الأنواع الخشبية يمكن أن تنظم بالتوازن أو التناسب بين هرمونات المحثة للسكون والجبريلينات .

لابد أن نؤكد مرة أخرى أن هناك بعض الدراسات التى ترى أن حمض الأبسيسيك ليس له تأثير على استحثاث سكون البراعم . على سبيل المثال ، الإضافة المباشرة لحمض الأبسيسيك إلى قمم المجموع الخضرى أو إلى الأوراق لا تسبب سكون البراعم . وأيضاً فى بعض النبات (الإسفندان الأحمر red maple[1] على سبيل المثال) فإن حمض الأبسيسيك الطبيعى لا يزداد بالمعاملة بالنهار القصير ، وبالتالى فإن حمض الأبسيسيك ربما لا يكون المنظم العام لسكون البراعم فى المملكة النباتية .

---

(١) اسمه العلمى (Acer rubrum) وهو يتبع العائلة الإسفندانية Aceraceae .

سكون براعم درنات البطاطس Dormancy of Potato Tuber Buds

يعتبر سكون براعم درنات البطاطس من الأمثلة الجيدة لسكون البراعم فى النباتات العشبية أو غير العشبية . فدرنة البطاطس عبارة عن ساق أرضية متحورة متشحمة لحمية والتى تحتوى على العديد من البراعم فى أماكن يطلق عليها اسم « العيون » "eyes" . ولو وضعنا درنات البطاطس الحديثة الحصاد تحت ظروف مُثلى للنمو ، فإن تزريعها لا يأخذ طريقه ، وهذا لايرجع إلى السيادة القمية Apical dominance الشائعة فى البطاطس ، حيث يوجد السكون فى كل برعم على حدة عندما يفصل هذا البرعم عن الدرنة .التخزين الجاف عند ٣٥°م أو التخزين الرطب على ٢٠°م يزيل سكون براعم درنات البطاس ، حيث يبدو أن الحرارة المنخفضة ليس لها تأثير (41) .

المواد المثبطة للنمو Growth-Inhibiting Substances

فى سلسلة من الدراسات على سكون براعم درنات البطاطس ، وجد همبرج Hemberg (15, 16, 18) أن المواد المستخلصة من قشور درنات البطاطس الساكنة قادرة على أن تضاد تأثير أندول حمض الخليك (IAA) فى اختبار الانحناء لغمد ريشة الشوفان (Avena coleoptile curvature test) . ومجموعة المثبطات التى استخلصها همبرج وجد أنها تتكون من حمض ومركبات متعادلة . المثبطات الحامضية لا يمكن أن تدرك أو تلاحظ عند انتهاء السكون (19) . والمثبط الموجود فى قشور درنات البطاطس الساكنة هو المثبط بيتا (3, 48) inhibitor-β وهو معقد من المركبات العضوية تم تحديده لأول مرة بواسطة بنت – كلارك وكيفورد Bennet- Clark and Kefford (1) من الفصل الكروماتوجرافى الورقى للمستخلصات النباتية . ومن الجدير بالذكر أن المثبط بيتا قد استُخلص أيضاً من البراعم الساكنة للإسفندان الفضى Silver maple(١) (23) .

لاحظ الباحثون إرتباط بين الزيادة والنقص فى المثبط بيتا فيما يختص بوجود أو زوال سكون براعم البطاطس ، كما أن هذا المثبط قد تم استخلاصه من البراعم الساكنة على الأقل من نوع خشبى واحد . بالإضافة إلى ذلك فإن حمض الأبسيسيك بجرعة صغيرة جداً يمنع بالكامل تزريع(sprouting) براعم البطاطس .

---

(١) اسمه العلمى (.Acer saccharinum L) وهو يتبع العائلة الإسفندانية Aceraceae . وقد يسمى أيضاً الإسفندان الأبيض white maple وهو شجرة عملاقة من الأشجار الخشبية واسم النوع saccharinum يعنى عربيا السكرى .

المركبات التى تكسر سكون البراعم Compounds Breaking Bud Dormancy

تنظيم كسر السكون له أهمية علمية أكاديمية بالإضافة إلى أهميته التطبيقية الإقتصادية . التحكم فى وقت كسر السكون بالاستخدامات الصناعية للظروف البيئية أو باستخدام المركبات النشطة ربما يقدم بعض الميكانيكيات المصاحبة للسكون ، وبالتالى تضيف المزيد إلى معلوماتنا عن العملية كلها . زوال السكون بالاستخدامات الصناعية عادة ما يساعد المزارعين بطريقة اقتصادية . على سبيل المثال إزالة سكون براعم درنات البطاطس المحصودة حديثاً يمكن أن تسمح لبعض المزارعين بزراعة عروة أخرى لو أن طول فترة موسم النمو يسمح بذلك[1] . وقد وجد بعض الكيماويات المفيدة فى إزالة سكون البراعم وهى : ٢ كلورو إيثانول 2- chloroethanol ، والثيوريا thiourea والجبريلينات gibberellins . وسوف نتناول تلك المركبات فيما يلى :

٢ – كلورو إيثانول 2- chloroethanol : ($ClCH_2CH_2OH$) أظهرت الدراسات المتقنة على تأثير كسر السكون التى قام بها دينى Denny (8,9) على المركبات العديدة المختلفة قد أوجدت مركب نشط بصفة خاصة هو : ٢ كلورو إيثانول ، وهذا المركب له تأثير فعال فى استحثاث تزريع درنات البطاطس الساكنة ، مع الأخذ فى الاعتبار مدى الأمان الواسع بين الجرعة المنشطة والسامة . بالإضافة إلى ذلك يبدوا أن الكلورو إيثانول قد ثبت أنه ينجح فى كسر سكون البراعم فى أشجار الفاكهة عندما يضاف على صورة بخار (ضباب) vapor form .

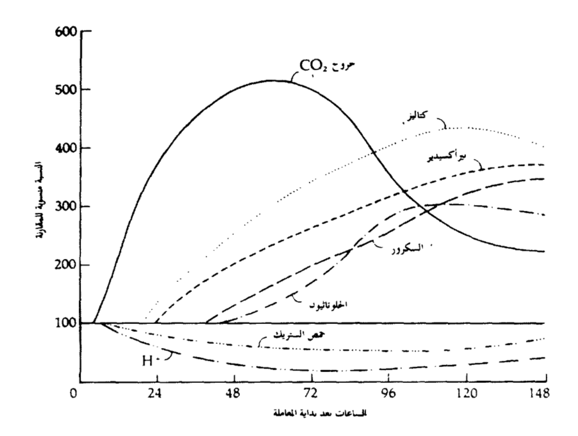
تغيرات أيضية متعددة يمكن أن تأخذ طريقها كنتيجة لإضافة ٢ – كلورو إيثانول ودراسة تأثيره على سكون براعم درنات البطاطس أوضحت أنه توجد زيادة فى التنفس وفى نشاط إنزيمات الكاتاليز catalase والبيرأكسيديز peroxidase ، والسكروز والجلوتاثيون glutathione ، وأن هناك انخفاض فى أيونات H^+ وتركيز حمض الستريك . ومن المحتمل أن حمض الستريك يستهلك كمادة تنفسية ونقصه يسبب انخفاض فى تركيزات أيونات H^+ وشكل ٢٣ – ٥ يوضح هذه العلاقات .

الثيوريا Thiourea .(NH_2CSNH_2) : بالرغم من أن الثيوريا ليست بكفاءة ٢ – كلورو إيثانول ، إلا أن الثيوريا قد ثبت أنها تدفع التزريع في درنات البطاطس الساكنة . للثيوريا تأثير غير طبيعى حيث أنها ربما تسبب نمو عدة منشئات برعمية فى العين الواحدة ، فقد ظهر للباحثين عديد من الأفرخ المزرعة sprouts قد يصل عددها إلى

---

(١) كما هو الحال فى زراعة البطاطس فى مصر فى عروتين فى موسم النمو .

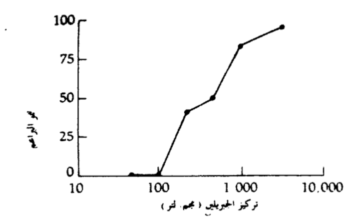
ثمانية أفرخ من العين الواحدة (7) . وعلى النقيض فإن ٢ – كلورو إيثانول يسبب نمو فرخ واحد فقط فى كل عين . ومن المفيد أن نذكر أن نقص الأوكسجين له تأثيراً مشابها إلى حد ما للثيويوريا حيث أنه يسبب تضاعف الأفرخ المزرعة (40) .



شكل ٢٣ – ٥ : تأثير ٢ – كلورو إيثانول على أيض درنات البطاطس .

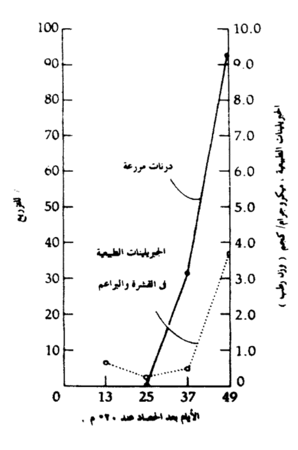
عن : **L.P. Miller et al. 1936. Contri. Boyce Thompson Inst. 8:41.Redrawn from W. Crocker. 1948. Growth of Plants. New York Reinhold**

الجبريلينات Gibberellins : تلك حالة خاصة وهى أن تعمل الجبريلينات فى كسر سكون البراعم . وعلى النقيض من ٢ – كلورو إيثانول والثيويوريا فإن الجبريلينات مركبات طبيعية وربما تكون عامل منظم فى عملية سكون البراعم (أنظر شكل ٢٣ – ٦) . فقد عرفنا من شرحنا السابق أن الجبريلينات لها تأثير كبير على سكون المجموع الخضرى والبذور وتشجع نمو كل منهم عندما تضاف إلى النبات . ولابد أن نرجح منطقياً أن الجبريلينات تستطيع أيضاً كسر سكون البراعم . هذا التأثير قد ثبت بنجاح باهر فى درنات البطاطس الساكنة (32, 33) وفى براعم الخوخ Peach الساكنة (10) . وبصفة عامة



شكل ٢٣ – ٦ : تأثير إضافة الجبريلينات على كسر سكون براعم الخوخ صنف إلبرتا Elberta Peach .
عوملت البراعم فى مارس بعد ١٦٤ ساعة من التعرض لدرجة حرارة أقل من ٨° م

عن : C.W. Donaho and D.R. Walker. 1957. Science 126:1178. Redrawn from Plant Growth and Development by A.C. Leopold. Copyright © 1964 McGraw-Hill Book Company. Used with the permission of McGraw-Hill Book Company.



شكل ٢٣ – ٧ : العلاقة بين تزريع درنات البطاطس صنف ردبونتياك Red Pontiac potato ومستوى الجبريلينات الطبيعية فى قشرة وبراعم البطاطس خلال وبعد فترة الراحة .

عن : O.E. Smith and L. Rappaport. 1961. In R.F. Gould, ed, Gibberellins Advances in Chemistry Series. Am. Chem. Soc. 28:42

فى النباتات المحتاجة إلى فترة حرارة منخفضة لكسر السكون ، فإن الجبريلين يعتبر بديل للمعاملة بالبرودة ويدفع إلى إنهاء السكون (أنظر شكل ٢٣ – ٧) .

أُجريتَ كثير من البحوث عن تأثير الجبريلينات على سكون براعم البطاطس . يمكن أن يُحِث الجبريلين تزريع درنات البطاطس وهى ما زالت على النبات (24) ، وفى الدرنات المحصودة عند أى وقت فى فترة سكونها ، وبالتالى استحثاث التزريع بالجبريلينات ربما يحدث فى أى وقت من بداية تكوين الدرنات فى النبات إلى نهاية فترة السكون (38) . جدول ٢٣ – ٥ يدل على القابلية الواضحة للجبريلينات فى استحثاث التزريع عندما يضاف رشاً على النباتات قبل أربعة ، وإثنان، وأسبوع من الحصاد .

ربما تلعب الجبريلينات الطبيعية داخل النبات دوراً رئيسياً فى التحكم فى السكون . هذا الإفتراض قد أيد بشدة بالعديد من الدراسات . على سبيل المثال ، ففى عام ١٩٥٩م وجدت مركبات « الجبريلينات – المشابهة » (gibberellin-like) فى درنات البطاطس ، ومستويات مرتفعة فى الدرنات « المزرعة » عن الدرنات حديثة الحصاد . وأيضاً يظل الجبريلين الطبيعى منخفضاً خلال فترة السكون ، إلا أنه يرتفع ثلاثون ضِعفاً بعد بدأ التزريع (أنظر شكل ٢٣ – ٧) .

جدول ٢٣ – ٥ : النسبة المئوية لدرنات البطاطس المزرعة عند الحصاد وذلك لنباتات عوملت بالرش الورق للجبريلين قبل الحصاد بأربعة أسابيع وأسبوعين وأسبوع واحد .

الجبريلين (مجم/ لتر)	للدرنات المزرعة عند الحصاد		
	٤ أسبوع	٢ أسبوع	واحد أسبوع
0	0.0	1.4	0.2
10	3.0	1.5	1.5
50	58.3	18.0	0.4
100	75.6	34.3	2.1
500	83.6	50.0	5.8

مصدر : **L.F., Lippert, L. Rappaport, ant H. Timm. 1958.**
Systematic induction of sprouting in uhite white potatoes foliar applications of gibberellin, Plant Physiol 33: 132 .

كسر السكون من خلال منع تثبيط الجين[1]

Breaking of Dormancy Through Gene Derepression

أظهرت الملاحظات أن الفعل الأولى فى كسر سكون براعم البطاطس ربما يصاحب منع تثبيط الجين (أنظر الفصلان السابع عشر والتاسع عشر).جينوم genome براعم البطاطس الساكنة يكون بالكامل مثبط - أى أن براعم البطاطس الساكنة ينقصها قابلية تمثيل الـ RNA داخل الخلايا ، والكروماتين المعزول منها لا يستطيع تعضيد الـ DNA - المُمثل للـ RNA حتى ولو تم تحضين براعم البطاطس بمخلوط يحتوى على جميع المكونات التى يحتاجها لهذا التمثيل . وعلى النقيض ، فإن براعم البطاطس غير الساكنة تُعضد الـ DNA النشط فى تمثيل الـ RNA .

وجد تيان وبونر Tuan and Bonner (47) أن المعاملة بـ إيثيلين كلوروهيدرين ethylenechlorohydrin لبراعم البطاطس الساكنة تسبب سرعة تمثيل الـ RNA فى البراعم (أنظر جدول ٢٣ - ٦) . وقد اقترحا أن ميكانيكية عمل الـ ٢- كلورو إيثانول (2-chloroethanol) فى كسر سكون البراعم ربما ترجع إلى منع تثبيط الجينات المُثبطة . والـ RNA الجديد وتمثيل البروتينات الجديدة الناتجة من منع تثبيط الجينات لابد حينئذ أن تحفز نمو البراعم (أى تكسر سكونها) .

إضافة الجبريلين إلى أنسجة نباتية ساكنة معينة يمكنه تحفيز تمثيل RNA جديد وبناء بروتين جديد وبالتالى فإن الجبريلين ربما أيضاً له قدرة على منع تثبيط الجينات المثبطة. وبالتالى فإن ٢ - كلوروإيثانول يقلد (mimics) فعل الجبريلين على براعم البطاطس الساكنة ، فمن المحتمل بالكامل أن الجبريلين مثل ٢ - كلورو إيثانول يكسر سكون هذه البراعم بإنهاء تثبيط الجينات . على النقيض فإن حمض الأبسيسيك يثبط الـ DNA الذى يمثل الـ RNA وتمثيل البروتينات ويضاد فعل الهرمونات النباتية الأخرى (الجبريلينات والسيتوكينينات) . يلزم المزيد من الدراسات على تبادل الفعل بين هذه الهرمونات مع الـ DNA حتى تأتى ثمارها للعلم والزراعة .

---

(١) أى تنشيط جين ساكن .

جدول ٢٣ – ٦ : تأثير الإيثيلين كلوروهيدرين على النمو وتمثيل RNA في براعم البطاطس الساكنة .

القياسات	الأيام بعد المعاملة بالإثيلين كلوروهيدرين			
	0	2	6	10
الوزن الرطب للبراعم (مجم)	0.40	0.48	12.0	65.6
محتوى الـ RNA (ميكروجرام/برعم)	4.0	5.6	15.2	64.2
معدل تمثيل الـ RNA (ملل ميكروجرام/٢,٥ ساعة/برعم)	0.03	0.08	0.86	2.5
معدل تمثيل الـ RNA لكل وحدة DNA برعمية (ملل ميكروجرام RNA لحظة/ميكروجرام DNA/٢,٥ ساعة) .	0.020	0.048	0.37	0.23

مصدره :

Source : From J. Bonner. 1965. Plant Biochemistry . New York : Academic Press, p. 859

الأسئلة

٢٣ – ١ ما هو السكون ؟ هل هناك استعداد وراثى فى النباتات للتحكم فى السكون ؟

٢٣ – ٢ إشرح أهمية السكون بين النباتات النامية فى المناطق الجافة .

٢٣ – ٣ إشرح خمس ميكانيكيات تتحكم فى سكون البذور خاصةً أثناء إنباتها .

٢٣ – ٤ عرف الإصطلاحات التالية : التخديش scarification ، فترة ما بعد النضج afterripening لا التنضيد (الكمر) stratification .

٢٣ – ٥ إشرح بعض الطرق التى تؤثر من خلالها الحرارة على إنبات البذور .

٢٣ – ٦ اذكر بعض أسماء الكيماويات الشائعة فى تشجيع إنبات البذور . ما الذى تعتقده فى وظيفة كلا منها فى هذا التشجيع ؟

٢٣ – ٧ أذكر أسماء مثبطات الإنبات التى توجد طبيعيا .

٢٣ – ٨ هل حمض الأبسيسيك مشجع سكون حقيقى ؟ إشرح إجابتك .

٢٣ – ٩ يعتبر تزريع البطاطس أثناء التخزين مشكلة إقتصادية هامة . ما هى المواد التى يجب أن تستخدمها لمنع إنماء براعم درنات البطاطس ؟

٢٣ – ١٠ إشرح الملاحظات التى ترجح أن سكون البراعم يتحدد وراثيا .

قراءات مقترحة

Bewley, J.D. 1979. Physiological aspects of dessication tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30:195–238.

Chen, S.S.C., and J.E. Varner. 1970. Respiration and protein synthesis in dormant and after-ripened seeds of *Avena fatua*. *Plant Physiol.* 46:108–112.

Firn, R.D., R.S. Burden, and H.F. Taylor. 1972. The detection and estimation of the growth inhibitor xanthoxin in plants. *Planta* 102:115–126.

Halloin, J.M. 1976. Inhibition of cotton seed germination with abscisic acid and its reversal. *Plant Physiol.* 57:454–455.

Pilet, P.E. 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed. *Plant Growth Regulators*. New York: Springer-Verlag.

Taylorson, R.B., and S.B. Hendricks. 1977. Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:331–354.

Vegis, A. 1964. Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:185–224.

ملحق أ

الغرويات Colloids

عند وضع التربة الطينية العادية فى الماء ورجها فى الحال فإنه ينتج عن ذلك سائل زئبقى murky liquid يظهر بلون بنى متجانس . لو ترك هذا الخليط فى مكان هادىء حتى يَسكن فإنه يُروق بسرعة حيث تترسب الدقائق الكبيرة فى القاع ثم يعقبها الدقائق الأصغر . وبعد فترة مناسبة من الوقت فيظهر أن جميع الدقائق لم ترسب حيث أن هناك دقائق دقيقة جداً very minute soil particle والتى تسمى ميسيلات الطين تظل معلقة فى الماء ، وهذا الناتج الثابت من الخليط المتجانس (الماء مع ميسيلات الطين) يعرف بالغروى Colloid . ويعرف الطور المعلق suspended phase بالطور المنتثر dispersed phase أما البيئة media التى ينتثر فيها الطور المعلق فتسمى بيئة الإنتثار dispersion medium أو بالطور المستمر continuous phase .

وأول من إقترح تسمية الغرويات هو جراهام Graham فى عام ١٨٦١ م وهذه الكلمة مشتقة من الكلمتين اليونانيتين (كُولَّا kolla) والتى تعنى الغِرَاء glue والكلمة الثانية هى «eidos» والتى تعنى الشبيه (like) . وقد استخدم جراهام هذا الإصطلاح للتعبير عن التحضيرات الشبيهة بالغراء glue like preparations مثل بعض محاليل بروتينات معينة والتحضيرات السائلة للصموغ النباتية vegetable gums مثل الصمغ العربى[1] gum arabic ، واليوم يستخدم إصطلاح الغرويات كإصطلاح عام ليشمل عديد من الغرويات شبه المعلقات colloidal suspensions[2] والتى تعتبر بعيدة الشبه عن مشابهات الغراء .

---

(١) يستخرج الصمغ العربى من شجرة سنط الصمغ العربى والتى يعرف إسمها العلمى بـ (Acacia senegal) ويعرف إسمها الإنجليزى sudan gum arabic أى شجرة الصمغ السودانى العربى حيث تعتبر السودان أكبر دولة مصدرة لهذا الصمغ منذ أكثر من ٢٠٠٠ سنة مضت ، وهو أجود أنواع الصموغ النباتية المعروفة وله استخدامات إقتصادية كبيرة جداً .

(٢) نحن نعبر عنها بشبه المعلقات suspensoid sol للتفريق بينها وبين المعلقات حيث أن التعبير الوارد هنا هى الغرويات المعلقة colloidal suspensions .

وغرويات شبه المعلقات colloidal suspensions غير محدودة فقط فى انتشار المادة الصلبة فى السائل ، فالطور المستمر يمكن أن يكون مادة سائلة أو غازية أو صلبة . فالدخان عبارة عن مادة صلبة منتثرة فى غاز واللبن والميونيز mayonnaise ما هى إلا أمثلة لسائل منتثر فى سائل والحجر الخفاف Pumice stone ما هو إلا مثلا للغاز المنتثر فى مادة صلبة . وفى تناولنا لهذا الموضوع فسوف نهتم بالطرازين العامين لشبه المعلقات وهما : النظم السائلة sols تلك النظم الغروية ذات صفات السيولة fluidity ؛ أما النظم الثانية فهى النظم الصلبة (جيلات gels) تلك النظم التى ينقصها صفات السيولة .

قياسات الأبعاد الغروية Colloidal Dimentions

يتراوح أبعاد دقائق particles الغرويات فى الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانومتر ، والنانومتر عبارة عن ١/ ١٠٠٠ ميكرون (microne µ) أى ١/ مليون من المليمتر. وبالرغم من صغر مثل هذه الحجوم إلا أنه لا يقترب من الحجم الدقيق للجزيئات molecules . فالدقائق الغروية من الصغر بحيث لا ترى بالميكروسكوب الضوئى ولكنها كبيرة بدرجة كافية بحيث أنها تشتت الضوء scatter light ، ويمكننا الكشف وإدراك أبعاد الدقائق الغروية باستخدام الميكروسكوب الإلكترونى . وحجم الدقائق الغروية إلى حد ما يقع ما بين حجم جزيئات المواد المذابة فى المحاليل الحقيقية وحجم الدقائق التى توجد فى المعلقات غير الثابتة فى المحلول .

النظم الغروية Colloidal Systems

يمكن تقسيم الغرويات المنتثرة فى السوائل إلى نوعين عامين يعرف النوع الأول منها بالنظام المحب لوسط الإنتشار lyophilic ، أما النظام الثانى فيعرف بالكاره لوسط الإنتشار lyophobic . وفى النظام المحب لوسط الإنتشار فإن الطور المنتثر وسائل الإنتشار يتجاذب كل منهما مع الآخر ، أما فى النظام الكاره لوسط الإنتشار فإن كلا من الطورين يدرأ ويقاوم كل منهما الآخر . ولو أن وسط الإنتشار هو الماء فإننا نستخدم إصطلاح محب للماء hydrophilic (أى المحب للماء water- loving) والكاره للماء hydrophobic (أى الكاره للماء water fearing) . وعندما نضع مادة صلبة مثل النشا starch أو الجيلاتين gelatin أو الآجار agar إلى ماء ساخن فإن كمية كبيرة من الماء ترتبط مع دقائق المادة الصلبة ليتكون غروى سائل محب للماء hydrophilic colloidal sol وسائل مثل هذا النوع من الغروى يتكون بسهولة ولا يُتبع فى تحضيره طرق خاصة . ودقائق المادة المنتثرة

للغروى المحب للماء تعتبر من المجففات hydrated أى أن جزيئات الماء تُدمص إلى أسطح تلك الدقائق . فجزيئات الماء القريبة من أسطح الدقائق تُدمص وترتبط بقوة أكبر من تلك الجزيئات المائية الأبعد عن تلك الدقائق والتى تُدمص وترتبط بقوة أقل عن تلك الأكثر قرباً .

والغرويات الكارهة للماء تتكون بصفة عامة من مواد ذات طبيعة غير عضوية ، وفى معظم الأحيان يكون تحضير مثل هذا النظام الغروى أصعب من تحضير الغرويات المحبة لوسط الإنتشار ، حيث قد تستخدم طرق التكثيف condensation methods فى العادة لتحضير تلك المحاليل الغروية الكارهة لوسط الإنتشار السائل . وفى هذه الطرق فإن الجزيئات الصغيرة تُستحث إلى التجمع aggregate[1] وبالتالى تتكون دقائق الغروى ، وبصفة عامة يتبع فى ذلك التفاعلات الكيميائية . على سبيل المثال لو خلطنا محلول مركز من كلوريد الحديديك ferric chloride بماء ساخن فيتكون غروى شبه المعلق ذا اللون الأحمر الداكن من أيدروكسيد الحديديك ferric hydroxide . يتأين $Fe\,Cl_3$ حيث يتكون أيدروكسيد الحديديك $Fe\,(OH)_3$ من أيونات الحديديك المنتشرة فى الماء . ونفس التفاعل يحدث فى الماء البارد إلا أنه يُسرع من هذا التفاعل باستخدام الماء الساخن وتجمع جزيئات $Fe\,(OH)_3$ ليتكون دقائق الغروى للطور المنتثر :

$$Fe^{3+} + 3Cl^- + 3H_2O \longrightarrow Fe(OH)_3 + 3(H^+ + Cl^-)$$

وبنفس الطريقة يمكن تحضير غروى شبه المعلق من زرنيخات الكبريتيد arsenic sulfide .

$$As_2O_3 + 3H_2S \longrightarrow As_2S_3 + 3H_2O$$

المستحلبات Emulsions

يمكننا تحضير مستحلب غير ثابت بالرج الشديد لسائلين معاً عديما الإمتزاج[2] immisible حيث تنتثر نقيطات droplets إحدى السائلين (الطور المنتثر dispersed phase) خلال السائل الآخر (وسط الإنتشار dispersion medium) ، إلا أن هذه النقيطات الدقيقة لها ميل إلى الإندماج لتتكون نقيطات أكبر فأكبر حتى يتكون سطح انفصال distinct layer ويصبح السائلين منفصلين مرة أخرى[3] .

---

(١) فى الواقع يمكن تحضير دقائق غروية لبعض المواد بتجزىء وطحن حبيبات المواد الكبيرة بمطاحن خاصة مثل تحضير الكبريت الميكرونى وهذه الطرق تعرف بطرق التجزىء .

(٢) من السوائل عديمة الامتزاج مع الماء : الزيت – البنزين – الإيثر – الزيلول – الهكسان .... إلخ

(٣) بالطبع يرجع عدم الثبات هذا إذا ترك المحلولين المكونا للمستحلب فى حالة سكون بعد الرج الشديد فى مكان هادىء .

ويمكن جعل المستحلب ثابتاً بإضافةِ عامل مُستَحْلِب[1] emulsifying agent حيث تعمل هذه المواد إما : (١) بتقليل التوتر السطحى surface tension للسوائل ، وبالتالى تقلل ميل النقيطات الصغيرة إلى الإلتحام combine ، (٢) أو بتكوين طبقة واقية protective layer أى بتكوين « شريط رقيق » «film» حول النقيطات وبالتالى تعمل على استحالة عملية الإلتحام . فاللبن هو مثل المستحلب العام الشهير حيث يتكون من الزبد الدهنى butter fat المُنْتَثِر فى الماء مع الكازين[2] الذى يعمل كعامل مُستَحْلِب .

خواص شبه المعلقات Properties of Colloidall Suspension

تأثير تندال Tyndall Effect[3]

إذا أمْررنا حزمة ضوئية قوية ضيقة فى حجرة مظلمة وننظر إليها من زاوية صحيحة فإننا نرى هذه الحزمة وذلك لأن بعض الضوء يتشتت scattered فى اتجاه الناظر ، ويرجع تشتت الضوء إلى وجود دقائق الغبار dust particles الغروية سابحة فى الهواء[4] . وتعرف هذه الظاهرة بتأثير تندال نسبة إلى مُكتشِفُها .

لو أمررنا حزمة ضوئية ضيقة خلال المحلول الحقيقى true solution فلا يمكننا إدراك أو ملاحظة مروره ، وعلى النقيض من ذلك لو أمررنا هذه الحزمة الضوئية الضيقة الشديدة القوة خلال غروى شبه المعلق فيمكننا ملاحظة وإدراك مرور هذه الحزمة . حيث أن دقائق الطور المنتثر كبيرة بدرجة كافية لإحداث تشتت فى الضوء الساقط عليها ، أما دقائق المحاليل الحقيقية فتكون من الصغر لدرجة لا تسمح بهذا التشتت . وبالتالى يُمكننا استعمال تأثير تندال للتمييز بين غروى شبه المعلق والمحلول الحقيقى . لاحظ أننا لا يمكن أن نرى حقيقة دقائق غروى شبه المعلق ولكننا نستطيع أن ندرك ونكتشف وجودها من خلال قابليتها فى تشتيت بعض الأشعة الضوئية التى تسقط عليها .

---

(١) من العوامل المستحلبة الصابون واللبن الفرز (أى كازين اللبن) .... إلخ.

(٢) الكازين هو بروتين اللبن الذى يتخثر (يتجبن) أثناء صناعة الجبن وهو المكون البروتينى الأساسى فى اللبن حيث توجد بروتينات أخرى مثل اليبومين اللبن .

(٣) قد تعرف أيضاً بظاهرة تندال Tyndall phenomenon .

(٤) يعتبر خليط دقائق الغبار فى الهواء غروى فالطور المنتثر هو الغبار (صلب) ووسط الانتشار الهواء (غاز) .

الحركة البراونية Brawnian Movement

يمكننا استخدام الميكروسكوب للكشف عن تأثير تندال ودراسة بعض خواص الغرويات شبه المعلقة . والقاعدة الرئيسية هنا هى استخدام حقل الإضاءة المظلم dark-field illumination ، والذى يمكن الحصول عليه فى الميكروسكوب من خلال استخدام مكثف خاص بحيث تعمل البؤرة fucuses فيه على تجميع الحزمة الضوئية فى نقطة واحدة والتى لا تسمح لهذه الحزمة الضوئية المتجمعة بعدم الدخول إلى العدسة الشيئية للميكروسكوب وذلك من خلال ضبط وتصويب مسرح stage الميكروسكوب بزاوية انحراف معينة . و بسبب حقيقة عدم دخول ضوء إلى العدسة الشيئية فإن الشريحة الزجاجية النظيفة سوف تظهر بالكامل سوداء ، إلا أننا لو سمحنا للحزمة الضوئية المتجمعة فى نقطة واحدة بالمرور خلال غروى شبه المعلق فإن بعض دقائق الغروى الدقيقة سوف تعمل على تشتيت بعض الضوء الذى يسقط عليها ، وبعض الضوء المشتت هذا سوف يدخل إلى العدسة الشيئية ، وبالتالى يسمح لنا باكتشاف وإدراك وجود الدقائق الغروية كنقط لامعة ضوئياً بالنسبة للأرضية أو الخلفية المظلمة . هذه النقطة اللامعة من الضوء تظهر فى حركة عشوائية غير منتظمة الطراز وتبين حركة دقائق الغروى فى شبه المعلقات . وتنشأ الحركة العشوائية من القذائف غير المتساوية بين دقائق الغروى وبين جزيئات وسط الانتشار[1] . ودقائق الغروى صغيرة بدرجة كافية بحيث أنها تتحرك فى الجزيئات الأقل مقاومة أى فى الإتجاه الذى يحولها إلى الثبات . وهذه الحركة العشوائية للدقائق الصغيرة جداً فى غروى شبه المعلقات تعرف بالحركة البراونية Brawnian movement نسبة إلى عالم النبات براون Brawn[2] أول من شرح هذه الحركة . والحركة البراونية لا يمكن ملاحظتها فى المحلول الحقيقى وبالتالى تقدم لنا بعداً جديداً لتمييز بين غروى شبه المعلقات والمحاليل الحقيقية .

الترشيح Filtration

على الرغم من أننا لا نستطيع فصل الطور المُنتثر عن وسط الانتشار بورق الترشيح العادى ، إلا أننا يمكن أن نفصل دقائق الغروى من وسط الانتشار بالمرشحات الفوقية

---

(١) يمكن تعليلها أيضاً بأنها تنشأ عن التصادم بين دقائق الغروى والمحملة بشحنات كهربية متشابه وبالتالى يحدث التنافر فيما بينها وتظل على هذا الحال طالما أنها محملة بهذه الشحنات .

(٢) أكتشف براون هذه الحركة على معلقات حبوب اللقاح وقد عزاها فى أول الأمر إلى حيوية حبوب اللقاح ثم ما لبس أن وجدها فى شبه معلقات غير حية .

ultrafilters . وتتكون المرشحات الفوقية من استرات السليولوز غير الفعالة حيوياً (أى المرشحات ذات الثقوب الدقيقة جدا millipore filters) والتى تتكون ثقوبها من حجوم تتراوح ما بين ١٠ نانوميتر إلى ٥ ميكرون . ولما كانت دقائق الغروى تتراوح فى الحجم ما بين ١ إلى ٢٠٠ نانوميتر لذلك فمن السهل فصل طَوْرَىْ غروى شبه المعلق ، فى معظم الأحيان باستخدام هذه المرشحات . إلا أننا لا نستطيع فصل مكونى المحلول الحقيقى بهذه الطريقة .

الإدمصاص Adsorption

يعرف ميل الجزيئات أو الأيونات إلى الإلتصاق على أسطح المواد الصلبة أو السائلة بالإدمصاص Adsorption . ولما كانت هذه هى ظاهرة أسطح surface phenomenon لذلك فإن السعة الإدمصاصية adsorptive capacity تتوقف على كمية الأسطح المعرضة وأيضاً على الطبيعة الكيميائية للمكونات المُشتركة . وعلى ضوء ذلك فليس من المدهش فى أن السعة الإدمصاصية لشبه المعلقات الغروية تكون عالية للغاية بالنسبة للوزن المعطى من الدقائق الغروية . على سبيل المثال كمية مساحة الأسطح المعرضة لمكعب (cube) أبعاده ١ سم هى ٦ سم^{٢}[(١)] وإذا ما قسم هذا المكعب إلى مكعبات أبعادها الطولية ٠,١ ميكرون فإن كمية مساحة الأسطح المعرضة للمكعبات المقسمة الناتجة لا بد أن تكون ٦ × $١٠^{٥}$ سم^{٢} أى ٦٠٠٠٠٠ سم^{٢} ، أى بزيادة فى مساحة الأسطح مقدارها ١٠٠٠٠٠ مرة أعلى من المساحة الأصلية للمكعب الأصلى[(٢)] . وبما لا يدع مجالًا لأدنى شك فإن معظم الأهمية الوظيفية للنظم الغروية الموجودة فى الخلايا الحية تعتمد على سعتها الإدمصاصية الواسعة .

---

(١) بالطبع لأن كل وجه من أوجه المكعب مساحته ١ سم^{٢} وبالطبع المكعب له ست أوجه فيكون مجموع مساحة سطوحه هى ٦ سم^{٢} .

(٢) عدد المكعبات الناتجة = $١٠^{١٥}$ ومساحة أسطح كل مكعب = ١,٠ × ١,٠ × ٦ = ٠,٠٦ ميكرون^{٢} ويكون ناتج مساحة أسطح المكعبات الناتجة هو $١٠^{١٥}$ × (٦ × $١٠^{-٢}$) = ٦ × $١٠^{١٣}$ ميكرون^{٢}

ولتحويل المساحة إلى سم^{٢} = $\frac{٦ \times ١٠^{١٣}}{١٠^{٨}}$ =

$$٦ \times ١٠^{١٣} \times ١٠^{-٨} = ٦ \times ١٠^{٥} \text{ سم}^{٢}$$

مع الأخذ فى الاعتبار ثبات كتلة المكعبات الناتجة مع المكعب الأصلى إلا أن التضاعف هنا تضاعف مساحة الأسطح والذى يعادل ١٠٠٠٠٠ مرة مساحة السطح الأصلى للمكعب الذى تم تجزيئه .

الخواص الكهربية Electrical Properties

الدقائق الغروية بصفة عامة محملة بشحنات كهربية وهذه الشحنات إما أن تكون سالبة أو موجبة ، إلا أن هذه الشحنات تكون واحدة لجميع الدقائق فى النظام الغروى الواحد . على سبيل المثال ، جميع دقائق غروى شبه المعلق من أيدروكسيد الحديديك تكون محملة بشحنة كهربية موجبة ، أما جميع دقائق غروى شبه المعلق من كبريتيد الزرنيخ فهى محملة بشحنة كهربية سالبة .

وتنتج الشحنات الكهربية على الدقائق الغروية من الأيونات الحرة المدمصة الموجودة فى وسط الإنتشار . وتفضيل ادمصاص الأيونات الموجبة على أسطح الدقائق الغروية يكسبها شحنات موجبة ، أما تفضيل ادمصاص الأيونات السالبة على أسطح الدقائق الغروية فيكسبها شحنات سالبة . ففى شبه المعلق الغروى لأيدروكسيد الحديديك فتكون جميع دقائق الغروى محملة بشحنات كهربية موجبة وذلك لأن أيونات الحديديك (Fe^{3+}) التى تنطلق من تأين $Fe\,Cl_3$ يفضل إدمصاصها على أسطح دقائق الغروى لأيدروكسيد الحديديك . والأيونات الحرة من الكلور (Cl^-) تنجذب إلى الشحنات الموجبة على الدقائق وبالتالى تسبب تراكم أيونات سالبة ثانوية حول الدقائق وتكون بما يعرف بالطبقة الكهربية المزدوجة electrical double layer . وفى نظام كبريتيد الزرنيخ فإن أيونات الكبريتيد (S^{2-}) يفضل ادمصاصها على أسطح دقائق غروى كبريتيد الزرنيخ ، وتنطلق أيونات الهيدروجين من تأين $H_2\,S$ حيث تدمص ثانويا على دقائق الغروى السالبة الشحنة .

وهناك طريقة واحدة لتحديد الشحنة الكهربية على دقائق غروى شبه المعلق وهى ملاحظة هجرة الدقائق على الأقطاب الكهربية عند وضع النظام الغروى فى مجال حقل كهربى . وتحت تأثير تيار مباشر فجميع دقائق غروى شبه المعلق سوف تتحرك فى اتجاه واحد . فلو أن الطور المنتثر موجب الشحنة فإن دقائق الغروى يمكن جمعها من على (الكاثود المهبط) Cathode (القطب السالب) ؛ ولو أن الشحنة سالبة فيمكن جمع هذه الدقائق من الأنود (المصعد) anode (القطب الموجب) . هذه الظاهرة عرفت فى بادىء الأمر « **بالهجرة الإنزالية الكهربية** » Cataphoresis ، إلا أن استخدام إصطلاح الهجرة الكهربية electrophoresis أصبح الأوسع إنتشاراً الآن .

وحقيقة أن دقائق الغروى الواحد محملة بشحنات كهربية وأن جميع هذه الدقائق الغروية لشبه المعلق الواحد تحمل شحنات كهربية متماثلة ومتشابهة هى المسئول الأساسى

على ثبات غروى شبه المعلق ، حيث أن الشحنات المتشابهة تتنافر ، ولو كان الأمر غير ذلك لتجمعت دقائق الغروى وبالتالى فإن هذه الدقائق تترسب .

الترسيب Precipitation

هدم أو استبعاد الشحنة الكهربية المزدوجة سوف تجعل دقائق غروى شبه العلق تتصادم collide وتتجمع وفى النهاية تترسب ، وهذه السلسلة المتتابعة يمكن إجرائها بإضافة الكتروليت electrolyte (أى بإضافة ملح متأين) على سبيل المثال ، إضافة حمض الأيدروكلوريك (HCl) إلى شبه المعلق الغروى لكبريتيد الزرنيخ سوف يسبب ترسيبه ، حيث يزداد تركيز أيونات الهيدروجين إلى درجة كبيرة بإضافة HCl بحيث أنه يسبب تكوين H_2S ($2H^+ + S^{2-} \longrightarrow H_2S$) وإزالة الشحنات السالبة من أيونات الكبريتيد تسبب تعادل الدقائق والمدى الذى تُحدثه الأيونات على الترسيب يتوقف على تكافئها (valence) . فأيونات الصوديوم الأحادية التكافؤ monovalent ، على سبيل المثال ، تكون أقل تأثيراً من الأيونات الثنائية التكافؤ لأيونات الباريوم barium ion ، والتى بالتالى تكون أقل فاعلية وكفاءة من الأيونات ثلاثية التكافؤ لأيونات الألمنيوم .

فى بعض الأحيان يتم حماية الغروى من الترسيب وذلك بوجود غروى آخر ، حيث يبدو أن الغروى الأول يُكَوِّن شريط واقى protective film حول دقائق الغروى الآخر والجيلاتين والصمغ العربى هما الغرويان المستخدمان على نطاق واسع فى هذا الشأن . على سبيل المثال فإن الغروى الهاليدى للفضة silver halids على صفائح ورق التصوير photographic plates يُحمى بالجيلاتين على هذه الصفائح[1] .

إحدى خصائص الغرويات السائلة المحبة للماء هى قابليتها تحت ظروف معينة لتكوين كتلة شديدة اللزوجة viscous شبه صلبة solidlike ، ولذلك فإن سائل الجيلاتين المائى الساخن أو الآجار السائل عندما يبردا يكونان كتلة شبه هلامية jellylike تسمى بالجل (أى شبه المتصلب (غراوائى) gel) . وتحويل السائل إلى شبه الصلب تسمى (تجمد الغرويات gelation) ولو سخن جل الآجار أو الجيلاتين مرة أخرى فإنه يتحول مرة أخرى إلى السائل تلك العملية التى تسمى « بإسالة الغروى » solation . وإضافة حمض الأيدروكلوريك المخفف إلى سيليكات الصوديوم sodium silicate سوف يكون سيليكا جل silica gel وهى غروى شبه المعلق لثانى أكسيد السيليكون المائى hydrated silicon dioxide .

---

(١) هذه الخاصية أيضاً شائعة فى تحضير الأدوية السائلة .



ملحق ب

إستعراض للجهد الهيدروجينى(pH) والمنظمات

Review of pH and Buffers

بدون أدنى شك فإن المحاليل الحامضية والقاعدية لها أهميتها الحيوية للنظم الحية ، حيث أن صنوفا عديدة من المركبات سواءاً أكانت حامضية أو قاعدية تنتج خلال النشاط الأيضى للخلية . فالأحماض الأمينية والأحماض الدهنية والأحما العضوية الوسطية لدورة كربس ما هى إلا أمثلة جيدة للأحماض الموجودة فى النظم الحيوية . والبيورينات والبيريميدينات تلك هى القواعد النتروجينية العضوية الشائعة فى الخلايا والأساسية فى بناء الأحماض النووية والمركبات الوسطية الغنية بالطاقة .

يمكن إدراك والتمييز بين الأحماض والقواعد بطرق عدة ، فالأحماض لها مذاق « مِزز » (حامضى — حاذق sour) . فالليمون حامضى المذاق وذلك بسبب إحتواؤه المرتفع من حمض الستريك (حمض الليمونيك Citric acid) ، ويتحول اللبن إلى المذاق الحامضى (اللبن الزبادى) وذلك بسبب إنتاج حمض اللكتيك (حمض اللبنيك lactic acid) فيه وذلك بفعل البكتريا . تتحول صبغات طبيعية معينة من اللون الأزرق إلى اللون الأحمر عند معاملتها بالحامض ، وعند معاملة الأحماض بالمعادن مثل الزنك فينفرد الهيدروجين المكون للحامض . وفى النهاية يمكننا القول بأن الحامض يمكن أن يتعادل مع القاعدة ليتكون الماء والملح .

القاعدة لها مذاق مر لاذع bitter taste وتستطيع أيضاً أن تحول لون صبغات طبيعية معينة ، والقواعد لها ملمس صابونى ، وبالطبع فإن القاعدة يمكن أن تعادل الأحماض ويتكون الملح والماء ، إلا أن هذه الخواص المميزة لا تدلنا عن أى شىء عن كيميائية الأحماض والقواعد ، فمازلنا مشغولين بالسؤال عن ماذا تكون الأحماض وماذا تكون القواعد ؟

طبيعة الأحماض والقواعد والأملاح Nature of Acids, Bases and Salts

الحامض هو ذلك الجزىء أو الأيون الذى يعطى (يمنح donate) البروتون (H^+) إلى جزىء أو أيون آخر . ولو اذيب حامض فى الماء فإنه يتفاعل مع الماء ويتأين . والتأين ionization يمكن تعريفه بأنه التفاعل بين المذاب solute والمذيب solvent حيث تنتج الأيونات ions .

فى المعادلة : $HA \rightleftharpoons H^+ + A^-$

حيث الحامض (HA) يتأين فيتكون الأيون الموجب (H^+) والأيون السالب (A^-) . والأيونات عبارة عن ذرات أو مجموعة من الذرات مشحونة بشحنات كهربية . والأيونات التى تحمل شحنات موجبة تعرف بالكتيونات Cations ، والأيونات التى تحمل شحنات سالبة تعرف بالأنيونات anions . وفى المحاليل المائية تهاجر الكتيونات إلى الألكترود السالب (الكاثود – أى المهبط cathode) أما الأنيونات فهى تهاجر إلى الألكترود الموجب (الأنود أى المصعد anode) وأيون الأيدروجين يسمى بروتون proton .

والقواعد ما هى إلا جزيئات أو أيونات تكتسب البروتون . ولو أذيبت قاعدة فى الماء فإنها تتأين كما فى المعادلة: $BOH \rightleftharpoons B^+ + OH^-$
حيث أن القاعدة (BOH) تتأين لتتكون الأيونات الموجبة (B^+) والأيونات السالبة (OH^-).

الإلكتروليتات و اللاإلكتروليتات[1] Electrolytes and Nonelectrolytes

الإلكتروليتات عبارة عن مواد يمكنها توصيل التيار الكهربى electric current عندما تذوب فى الماء . ومرور تيار كهربى خلال محلول مائى للإلكتروليتات ينتج عنه تحلل للإلكتروليت ، وهذه العملية تعرف بالتحلل الكهربى electrolysis . على سبيل المثال لو سُمِحَ لتيار كهربى بالمرور فى محلول مائى لحمض الأيدروكلوريك ، فينتقل غاز الهيدروجين عند المهبط (الكاثود) وغاز الكلور عند المصعد (الأنود) anode . فالأحماض والقواعد والأملاح ما هى إلا إلكتروليتات وقابليتها للتوصيل الكهربى ينشأ من تلك الحقيقة ألا وهى أنها تكون أيونات محملة بشحنات كهربية عند إذابتها فى الماء . والسكريات والكحولات لاتتأين عند إذابتها فى الماء وبالتالى يطلق عليها . أللاألكتروليتات.

---

(١) Electrolytes تعنى المتحللات كهربياً أى المتاينات .

قوة الأحماض أو القواعد Strength of Acids and Bases

السهولة التى يُغِلْ الحامض البروتون هى قياس لقوته ، فالأحماض القوية تُغِلْ البروتونات بسرعة ، بينما الأحماض الضعيفة فإنها تُغل البروتونات ببطء . والقواعد القوية هى مركبات تكتسب البروتونات بسرعة ، بينما القواعد الضعيفة لها قابلية إمتزاج affinity ضعيفة جداً للبروتونات . فى الغالب يأخذ التأين الكامل طريقه عند إذابة الأحماض القوية أو القواعد القوية فى الماء . وعلى النقيض من ذلك فإن التأين القليل يأخذ طريقه عند إذابة الأحماض الضعيفة أو القواعد الضعيفة فى الماء . جدول ب – ١ يبين قائمة للأحماض والقواعد والمتباينة القوة .

جدول ب – ١ : قوة بعض الأحماض والقواعد العامة الشائعة .

الحمض	الصيغة الكيميائية	الأيونات	القوة
hydrochloric	HCl	$H^+ + Cl^-$	قوى
sulfuric	H_2SO_4	$H^+ + HSO_4^-$	قوى
nitric	HNO_3	$H^+ + NO_3^-$	قوى
acetic	CH_3COOH	$H^+ + CH_3COO^-$	ضعيف
sulfurous	H_2SO_3	$H^+ + HSO_3^-$	ضعيف

القاعدة	الصيغة الكيميائية	الأيونات	القوة
sodium hydroxide	$NaOH$	$Na^+ + OH^-$	قوى
potassium hydroxide	KOH	$K^+ + OH^-$	قوى
ammonium hydroxide	NH_4OH	$NH_4^+ + OH^-$	ضعيف

المركبات المترددة Amphoteric Compounds

يعمل الماء كحامض ضعيف أو كقاعدة ضعيفة ، وهذا يعنى أن الماء يستطيع إما أن يمنح أو يكتسب البروتون . والأحماض الأمينية تلك المركبات التى تُكون جزيئات البروتينات هى أيضاً أمثلة جيدة لتلك المركبات التى يمكنها أن تعمل كأحماض ضعيفة أو كقواعد ضعيفة . والمركبات التى تعمل كأحماض وكقواعد يطلق عليها إصطلاح المترددات . ومثل الماء الذى يعمل كقاعدة فى وجود (HCl) وكحامض فى وجود (NH_3) الذى يمكن توضيحه فى المعادلتين التاليتين :

الماء كقاعدة : $H_2O + HCl \rightleftharpoons H_3O^+ + Cl^-$

الماء كحامض : $H_2O + NH_3 \rightleftharpoons NH_4^+ + OH^-$

فالماء فى وجود الأحماض القوية كحمض الأيدروكلوريك يعمل كقاعدة ويكتسب البروتون لتتكون أيونات الهيدرونيوم (H_3O^+) ؛ والماء فى وجود الأمونيا وهى قاعدة فيعمل كحامض ويمنح البروتون .

معادلة الأحماض أو القواعد Neutralization of Acids and Bases

لوحظت كميتان متكافئتين من محلولين مائيين لحمض الأيدروكلوريك HCl وأيدروكسيد الصوديوم Na OH فإن خاصية الحموضة أو القاعدية تُفقد ، حيث يقال أن التعادل Neutralization قد حدث . ويحدث فقد الحموضة أو القاعدية بسبب أيونات الهيدروجين الحرة والتى تعطى المحلول خواصه الحامضية حيث تتفاعل مع أيونات الأيدروكسيل الحرة والتى تعطى للمحلول خواصه القاعدية ليتكون الماء ، حيث الصوديوم الحر والكلوريد الحر لا يدخل فى التفاعل طبقاً للمعادلة التالية :

$$H^+ + Cl^- + Na^+ + OH^- \rightleftharpoons H_2O + Cl^- + Na^+$$

ولو تم تبخير الماء الناتج فى هذا المحلول فإن بلورات كلوريد الصوديوم تتبقى ، وبمعنى آخر يتكون الملح عند خلط محلول الحمض مع محلول القاعدة . على سبيل المثال عند إضافة محلول Na OH إلى محلول حمض الخليك acetic acid فإنه يتكون ملح خلات الصوديوم Sodium acetate جدول ب – ٢ . يوضح بعض التعادلات بين الأحماض والقواعد .

جدول ب – ٢ : بعض التعادلات بين بعض الأحماض والقواعد الشائعة واسم الملح المتكون وصيغته الكيميائية .

التفاعل	اسم الملح المتكون	الصيغة الكيميائية
$HCl + NaOH$	sodium chloride	$NaCl$
$HCl + KOH$	potassium chloride	KCl
$H_2SO_4 + 2KOH$	potassium sulfate	K_2SO_4
$2HCl + Ca(OH)_2$	calcium chloride	$CaCl_2$
$CH_3COOH + NaOH$	sodium acetate	CH_3COONa

المحاليل العيارية Normal Solutions

إذابة جرام وزن مكافىء من المادة فى لتر من المحلول ينتج المحلول العيارى normal solution لهذه المادة . وإذابة ٢ جرام وزن مكافىء فى لتر يعطى ٢ محلول عيارى 2normal (2N) وهكذا . والجرام وزن مكافىء gram equivalent weight لعنصر هو الوزن بالجرام لهذا العنصر الذى يتحد أو بمعنى آخر يكافىء ١,٠٠٨ جرام هيدروجين . والجرام وزن مكافىء للمركب هو وزن المركب الذى يتفاعل مع وزن مكافىء واحد لعنصر . ومن الأنسب جداً التعبير عن تركيزات محاليل الأحماض والقواعد بصورة العيارية عن التعبير بالمولاريتى molarity . الجرام وزن مكافىء للحمض أو القاعدة هى الكمية التى سوف تنطلق أو تتعادل مع مول mole من أيونات الهيدروجين . وبالتالى فإن واحد مول من محلول HCl هو أيضاً واحد عيارى (1N) لمحلول الحامض . ومع ذلك فعند التعبير فى صورة العيارى من محلول ١ مول (1M) من (حمض الكبرتيك) H_2SO_4 يكون ٢ عيارى (2 N) . وهذا يحدث بسبب أن H_2SO_4 له القدرة على إطلاق ٢ مول (2 moles) من أيونات الهيدروجين . وواحد مول (1 M) من محلول Na OH أيضاً يساوى واحد عيارى وبالتالى فإن مول (Mole) من أيون الهيدروكسيل الذى ينطلق فى المحلول يمكن أن تعادل ١ مول (1 Mole) من أيونات الهيدروجين . وبمعنى آخر فإن واحد مول من محلول أيدروكسيد الباريوم $B_a(OH)_2$ هى ٢ عيارى (2 N) حيث أنه فى المحلول ينطلق ٢ مول (2 mols) من أيونات الأيدروكسيل ولها المقدرة فى تعادل ٢ مول أيونات الهيدروجين . ومن هذا الشرح لا بد أن نعلم أن ١٠ سم^3 من محلول واحد عيارى من (HCl) تتعادل بالكامل مع ١٠ سم^3 من محلول واحد عيارى من Na OH [إذن ما هى كمية محلول واحد عيارى (1N) لحمض H_2SO_4 التى لا بد أن نحتاجها للتعادل مع ١٠ سم^3 من محلول واحد عيارى (1N) للـ(Na OH) ؟] .

تركيز أيون الهيدروجين Hydrogen Ion Concentration

تقدر حموضة أو قاعدية محلول بتركيز أيونات الهيدروجين فيه . فمن المناسب التعبير عن تركيز أيونات الهيدروجين للمحلول بقيمة اللوغاريتم السالب أو قيمة pH

$$pH = -\log[H^+]$$

ربما يمكن تعريف اصطلاح pH ، والذى يعتمد على جهد الهيدروجين potential of hydrogen بأنه اللوغاريتم السالب لتركيزات أيونات الهيدروجين . وتدرج pH يعطى

مدى من القيم من صفر إلى ١٤ ، وتركيز أيون الهيدروجين فى لتر من الماء النقى هو 0.0000000IN أو 10^{-7} وبالتالى فإن pH يساوى اللوغاريتم السالب لتركيزات إيونات الهيدروجين فى الماء وبالتالى :

$$pH = -\log 10^{-7}$$

$$pH = \log \frac{1}{10^{-7}} = 7$$

إذن فالماء النقى له رقم pH = ٧ ويعتبر الماء متعادل . وأى قيم pH أقل من ٧ تدل على أن المحلول حامضى ، وأى قيم للـ pH أعلى من ٧ فتدل على قاعدية المحاليل .

والمحلول ذو رقم pH = ٨ له تركيز أيونات هيدروجين عشرة أضعاف أقل من محلول له رقم pH = ٧ وهذا يعنى أن تركيز أيونات الهيدروجين تكون 0.000000IN أو 10^{-8}. ويمكننا أن نرى أن قيم الـ pH تختلف بعامل ١٠ وأن هذا المحلول الذى له قيمة pH منخفضة له حموضة قوية والمحلول الذى له قيمة pH مرتفعة يكون قاعديته قوية . جدول ب – ٣ يقدم لنا خريطة بقيم الـ pH

جدول ب – ٣ : تدرج الـ pH .

Hydrogen Ion Concentration in Terms of Normality	*Exponential Form*	*pH Value*
1	10^{0}	0
0.1	10^{-1}	1
0.01	10^{-2}	2
0.001	10^{-3}	3
0.0001	10^{-4}	4
0.00001	10^{-5}	5
0.000001	10^{-6}	6
0.0000001	10^{-7}	7
0.00000001	10^{-8}	8
0.000000001	10^{-9}	9
0.0000000001	10^{-10}	10
0.00000000001	10^{-11}	11
0.000000000001	10^{-12}	12
0.0000000000001	10^{-13}	13
0.00000000000001	10^{-14}	14

المحاليل المنظمة Buffer Solutions

المحلول الذى يحتوى على حامض ضعيف وملحه (على سبيل المثال حمض الخليك وخلات الصوديوم) أو القاعدة الضعيفة وملحها سوف يقاوم التغير فى تركيز أيونات الهيدروجين وذلك عند إضافة كمية صغيرة من حامض قوى أو قاعدة قوية إليه . هذه المحاليل تسمى بالمحاليل المنظمة buffer solutions . فى النظم الحيوية تعمل النظم المتسعة العريضة من الأحماض الأمينية والبروتينات كأسس للمحاليل المنظمة .

دعنا نستخدم الزوج الشائع المنظم ألا وهو حمض الخليك acetic acid وملحه من خلات الصوديوم لشرح فعل وعمل المنظم . فحمض الخليك حمض ضعيف وبالتالى فإن تأينه ضعيف فى المحلول ، ولو أضفنا كمية صغيرة من NaOH فتنطلق أيونات الأيدروكسيل فى المحلول وتتعادل مع أيونات الهيدروجين الحرة فى المحلول المنظم . وهذه الظاهرة تسبب زيادة فى تأين حمض الخليك وهذا بالتالى يجدد التركيز الأصلى لأيونات الهيدروجين ، وكلما أضيفت كميات أخرى من NaOH فيزداد كمية تأين حمض الخليك حتى يتأين جميع حمض الخليك فى المحلول ، وعند هذه النقطة أى إضافة جديدة من NaOH سوف تسبب زيادة مفاجئة فى الـ pH . ولو أضيفت كمية صغيرة من حمض الأيدروكلوريك إلى منظم « حمض الخليك – خلات الصوديوم » "acetic acid- sodium acetate" ، فإن أيونات الهيدروجين تنطلق بسرعة وترتبط مع أيونات الخليك ليتكون حمض خليك غير متفكك (undissociated) . وبالتالى لا يوجد تغير فى تركيز أيونات الهيدروجين . دعنا نتذكر خلات الصوديوم الموجودة فى المحلول كأيونات صوديوم وخلات حرة . فكلما أضيف المزيد من HCl فتتحول مزيد من أيونات الخلات إلى حمض الخليك حتى يتم تحويل كل أيونات الخلات . وعندما يحدث ذلك أى مزيد من إضافة HCl سوف تسبب نقص مفاجىء فى الـ pH .

المحاليل المنظمة (البروتينات الذائبة) سائدة فى الخلايا النباتية الحية وتلعب دوراً حيوياً فى بقاء النظم الحية . والإنزيمات تلك المحفزات العضوية للحياة فى العادة تعمل خلال مدى pH ، وأى انحراف ولو قليل فى pH سوف يتلف أو يوقف بالكامل وظيفتها ؛ حيث أن النظم الحية لا تستطيع مقاومة أى زيادة كبيرة أو نقص فى تركيز أيونات الهيدروجين . وفى هذا الشأن فإن معظم العمل الأساسى والجوهرى للـ pH فى النظم الحية هو تأثيره على النشاط الإنزيمى ومعدلات تفاعلها واتجاه التفاعل .

المراجــع



Chapter 1

1. Albersheim, P. 1958. Recent developments in the chemistry of cell walls. *Plant Physiol.* 33 (Suppl.): XIVi–XIVii.
2. Albersheim, P. 1965. The substructure of the cell wall. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
3. Albersheim, P. 1975. The wall of growing plant cells. *Sci. Amer.* 232(4):80.
4. Bauer, W.D., K.W. Talmadge, K. Keegstra, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. II. The hemicellulose of the walls of suspension-cultured sycamore cells. *Plant Physiol.* 51:174.
5. Beer, M., and G. Setterfield. 1958. Fine structure in thickened primary walls of collenchyma cells of celery petioles. *Am. J. Bot.* 45:571.
6. Birnstiel, M., and B. Hyde. 1963. Protein synthesis by isolated pea nuclei. *J. Cell Biol.* 18:41.
7. Bishop, C., S. Bayley, and G. Setterfield. 1958. Chemical constitution of the primary cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33:283.
8. Bonner, J. 1965. The nucleus. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
9. Brachet, J. 1957. *Biochemical Cytology*. New York: Academic Press.
10. Breidenbach, R.W., P. Castelfranco, and R.S. Criddle. 1967. Biogenesis of mitichondria in germinating peanut cotyledons. II. Changes in cytochromes and mitochondrial DNA. *Plant Physiol.* 42:1035.
11. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1943. The permeability of natural membranes. London: Cambridge University Press.
12. Davson, H.A., and J.F. Danielli. 1952. The permeability of natural membranes, 2nd ed. London: Cambridge University Press.
13. Gibor, A., and S. Granick. 1964. Plastids and mitochondria. *Science* 145:890.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Green, D. 1959. Electron transport and oxidation phosphorylation. *Adv. Enzymol.* 21:73.
16. Green, D. 1959. Mitochondrial structure and function. In T. Hayashi, ed., *Subcellular Particles*. New York: Ronald Press.
17. Hodge, A., J. McLean, and F. Mercer. 1956. A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 2:597.
18. Hoffman, H., and G. Grigg. 1958. An electron microscopic study of mitochondria formation. *Expertl. Cell Res.* 15:118.
19. Jensen, W. 1960. The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. *Am. J. Bot.* 47:287.
20. Keegstra, K., K.W. Talmadge, W.D. Baner, and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. III. A model of the walls of suspension-cultured sycamore cells based on the interconnections of the macromolecular components. *Plant Physiol.* 51:188.
21. Kerr, T. 1951. Growth and structure of the primarv wall. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances*. Madison: University of Wisconsin Press.
22. Ledbetter, M.C., and K.R. Porter. 1964. Morphology of microtubules of plant cells. *Science* 144:872.
23. Mettler, I.J., and R.T. Leonard. 1979. Isolation and partial characterization of vacuoles from tobacco protoplasts. *Plant Physiol.* 64:1114.
24. Pollard, C.J., A. Stemler, and D.F. Blaydes. 1966. Ribosomal ribonucleic acids of chloroplastic and mitochondrial preparations. *Plant Physiol.* 41:1323.

25. Porter, K., and R. Machado. 1960. Studies on the endoplasmic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tip. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 7:167.
26. Preston, R. 1955. The submicroscopic structure of plant cell walls. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:731. Berlin: Springer.
27. Preston, R. 1955. Mechanical properties of the cell wall. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 1:745. Berlin: Springer.
28. Ramsey, J.C., and J.D. Berlin. 1976. Ultrastructural aspects of early stages in cotton fiber elongation. *Am. J. Bot.* 63:868.
29. Ray, P. 1958. Composition of cell walls of *Avena* coleoptiles. *Plant Physiol.* 33(Suppl.): XIVii.
30. Siegel, S. 1962. *The Plant Cell Wall.* New York: Macmillan.
31. Singer, S.J., and G.L. Nicolson. 1972. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. *Science* 175:720.
32. Suzama, Y., and W.D. Bonner, Jr. 1966. DNA from plant mitochondria. *Plant Physiol.* 41:383.
33. Wardrop, A., and D. Bland. 1959. The process of lignification in woody plants. *Proc. 4th Intl. Congr. Biochem.* New York: Pergamon Press.
34. Wareing, P.F., and I.D.J. Phillips. 1970. *The Control of Growth and Differentiation in Plants.* New York: Pergamon Press.
35. Watson, M. 1959. Further observations on the nuclear envelope of the animal cell. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6:147.
36. Whaley, W., J. Kephart, and H. Mollenhauer. 1959. Developmental changes in the Golgi apparatus of maize root cells. *Am. J. Bot.* 46:743.
37. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Kephart. 1959. The endoplasmic reticulum and Golgi structures in maize root cells. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5:501.
38. Whaley, W., H. Mollenhauer, and J. Leech. 1960. The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Bot.* 47:401.
39. Wilder, B.M., and P. Albersheim. 1973. The structure of plant cell walls. IV. A structural comparison of the wall hemicellulose of cell suspension cultures of sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and red kidney bean (*Phaseolus vulgaris*). *Plant Physiol.* 51:889.
40. Yatsu, L.Y., and T.J. Jacks. 1972. Spherosome membranes. *Plant Physiol.* 49:937.
41. Ziegler, D., A. Linnana, and D. Green. 1958. Studies on the electron transport system. XI. Correlation of the morphology and enzymatic properties of mitochondrial and sub-mitochondrial particles. *Biochem. Biophys. Acta* 28:524.

Chapter 2

1. Baron, W.M. 1967. *Water and Plant Life.* London: Heinemann Educational Books.
2. Dainty, J. 1963. Water relations of plant cells. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research.* New York: Academic Press.
3. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants.* New York: Harper & Row.
4. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships.* New York: McGraw-Hill.
5. Schull, C.A. 1916. Measurement of the surface forces in soils. *Bot. Gaz.* 62:1.
6. Schull, C.A. 1920. Temperature and rate of moisture intake in seeds. *Bot. Gaz.* 69:361.
7. Slatyer, R.O. 1967. *Plant-Water Relationships.* New York: Academic Press.
8. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water.* London: Edward Arnold.
9. Taylor, S.A. 1968. Terminology in plant and soil water relations. In T.T. Kozlowski, ed., *Water Deficits and Plant Growth.* New York: Academic Press.
10. Weatherley, P.E. 1970. Some aspects of water relations. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research.* New York: Academic Press.

Chapter 3

1. Addoms, R.M. 1946. Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21:109.

2. Anlel, O.M. van. 1953. The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta Botan. Neerl.* 2:445.
3. Bennet-Clark, T.A., A.D. Greenwood, and J.W. Barker. 1936. Water relations of osmotic pressures of plant cells. *New Phytol.* 35:277.
4. Breazeale, E.L. 1950. Moisture absorption by plants from an atmosphere of high humidity. *Plant Physiol.* 25:413.
5. Breazeale, J.F., and W.T. McGeorge. 1953. Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions. *Soil Sci.* 75:293.
6. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Movement of water vapor in soils. *Soil Sci.* 71:181.
7. Breazeale, E.L., W.T. McGeorge, and J. F. Breazeale. 1951. Water absorption by leaves. *Soil Sci.* 72:293.
8. Cormack, R.G.H. 1949. The development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.* 15:583.
9. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
10. Dixon, H.H. 1909. Vitality and the transmission of water through the stems of plants. Notes Botany School, Trinity College, Dublin, 2:5; *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* 12:21.
11. Dixon, H.H. 1910. Transpiration and the ascent of sap. *Progressus Rei Botanicae* 3:1.
12. Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the Ascent of Sap in Plants.* London: Macmillan.
13. Dixon, H.H. 1924. *The Transpiration Stream.* London: University of London Press.
14. Esau, K. 1958. *Plant Anatomy.* New York: Wiley.
15. Fox, D.G. 1933. Carbon dioxide narcosis. *J. Cell. Comp. Physiol.* 3:75.
16. Fritts, H.C. 1958. An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954–1955. *Ecology* 39:705.
17. Gessner, F. 1956. Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:215. Berlin: Springer.
18. Grossenbacher, K.A. 1938. Diurnal fluctuation in root pressure. *Plant Physiol.* 13:669.
19. Grossenbacher, K.A. 1939. Autonomic cycle of rate of exudation of plants. *Am. J. Bot.* 26:107.
20. Haise, H.R., H.J. Haas, and L.R. Jensen. 1955. Soil moisture studies of some Great Plains soils. II. Field capacity as related to ⅓ atmosphere percentage and "Minimum Point" as related to 15- and 26-atmosphere percentages. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 10:20.
21. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants.* New York: Harper & Row.
22. Kramer, P.J. 1937. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants. *Am. J. Bot.* 24:10.
23. Kramer, P.J. 1956. Roots as absorbing organs. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:188. Berlin: Springer.
24. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
25. Kramer, P.J. 1969. *Plant and Soil Water Relationships.* New York: McGraw-Hill.
26. Kramer, P.J., and W.T. Jackson. 1954. Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29:214.
27. Lott, N.A., and J.J. Darley. 1976. *A Scanning Electron Microscope Study of Green Plants.* St. Louis: Mosby.
28. McDermott, J.J. 1941. The effect of the method of cutting on the moisture content of samples from tree branches. *Am. J. Bot.* 28:506.
29. Meyer, B.S., D.B. Anderson, R.H. Bönning, D.G. Fratianne. 1973. *Introduction to Plant Physiology*, 2nd ed. New York: Van Nostrand.
30. Münch, E. 1931. *Die Stoffbenegungen in der Pflanze.* Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
31. Overton, J.B. 1911. Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus*. II. *Bot. Gaz.* 51:102.
32. Richards, L.A., and L.R. Weaver. 1944. Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. *J. Agr. Res.* 69:215.

33. Roberts, E.A., M.D. Southwick, and D.H. Palmiter. 1948. A microc'.emical examination of McIntosh apple le: ves showing relationship of cell wall constituents to penetration of spray solutions. *Plant Physiol*. 23:557.
34. Seifriz, W. 1942. *Some Physical Properties of Protoplasm and Their Bearing on Structure: The Structure of Protoplasm*. Ames: Iowa State College Press.
35. Skoog, F., T.C. Broyer, and K.A. Grossenbacher. 1938. Effect of auxin on rates, periodicity, and osmotic relations in exudation. *Am. J. Bot*. 25:749.
36. Slatyer, R.O. 1955. Studies of the water relations of crop plants grown under natural rainfall in northern Australia. *Australian J. Agr. Research* 6:365.
37. Slatyer, R.O. 1957. The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations. *Bot. Rev*. 23:585.
38. Slatyer, R.O. 1957. The influence of progressive increases in total soil moisture stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants. *Australian J. Biol. Sci*. 10:320.
39. Stiles, W. 1924. *Permeability*. London: Wheldon & Wesley.
40. Stocking, C.R. 1956. Root pressure. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:583. Berlin: Springer.
41. Strasburger, E. 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. *Hist. Beitr. Jena* 3:609.
42. Strasburger, E. 1893. Über das Saftsteigen. *Hist. Beitr. Jena* 5:1.
43. Thimann, K.V. 1951. Studies on the physiology of cell enlargement. *Growth Symposium* 10:5.
44. Thut, H.F. 1932. Demonstrating the lifting power of transpiration. *Am. J. Bot*. 19:358.
45. Vaadia, Y. 1960. Autonomic diurnal fluctuations in rate of exudation and root pressure of decapitated sunflower plants. *Physiol. Plant*. 13:701.
46. Wadleigh, C.H., and A.D. Ayers. 1945. Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. *Plant Physiol*. 20:106.
47. Wadleigh, C.H., H.G. Gauch, and O.C. Magistad. 1946. Growth and rubber accumulation in guayule as conditioned by soil salinity and irrigation regime. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull*. 925.
48. White, P.R. 1938. "Root pressure"—an unappreciated force in sap movement. *Am. J. Bot*. 25:223.

Chapter 4

1. Bailey, L.F., J.S. Rothacher, and W. H. Cummings. 1952. A critical study of the cobalt chloride method of measuring transpiration. *Plant Physiol*. 27:563.
2. Barnett, N.M., and A.W. Naylor. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol*. 41:1222.
3. Baron, W.M.M. 1967. *Water and Plant Life*. London: Heinemann.
4. Black, C.C., J.F. Turner, M. Gibbs, D.W. Krogmann, and S.A. Gordon. 1962. Studies on photosynthetic processes. II. Action spectra and quantum requirement for triphosphopyridine nucleotide reduction and the formation of adenosine triphosphate by spinach chloroplasts. *J. Biol. Chem*. 237:580.
5. Brown, H.T., and F. Escombe. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation of plants. *Phil. Trans. Roy. Soc. (London)*, B, 193:223.
6. Brown, W.V., and G.A. Pratt. 1965. Stomatal inactivity in grasses. *Southwest. Natur*. 10:48.
7. Chen, D.B., B. Kessler, and S.P. Monselise. 1964. Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress. *Plant Physiol*. 39:379.
8. Cullinan, F.P. 1920. Transpiration studies

with the apple. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 17:232.

9. Cummings, W.H.A. 1941. A method of sampling the foliage of a silver maple tree. *J. Forestry* 39:382.
10. Curtis, L.C. 1943. Deleterious effects of guttated fluids on foliage. *Am. J. Bot.* 30:778.
11. Esau, K. 1965. *Plant Anatomy*, 2nd ed. New York: Wiley.
12. Fujino, M. 1959. Stomatal movement and active migration of potassium (translated). *Kagaku* 29:660.
13. Goatley, J.L., and R.W. Lewis. 1966. Composition of guttation fluid from rye, wheat, and barley seedlings. *Plant Physiol.* 41:373.
14. Griep, W. 1940. Über den Einfluss von Aussenfaktoren auf die Wirkung des Windes auf die Transpiration der Pflanzen. *Z. Bot.* 35:1.
15. Guttenberg, H. 1959. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 17:399. Berlin: Springer.
16. Harrison, M.A., and P.F. Saunders. 1975. The abscisic content of dormant birch buds. *Planta* 123:291.
17. Harrison, M.A., and D.C. Walton. 1975. Abscisic acid metabolism in water-stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56:250.
18. Hauke, R.L. 1957. The stomatal apparatus of equisetum. *Bull. Torrey Bot. Club* 84:178.
19. Heath, O.V.S. 1952. The role of starch in the light response of stomata. Part II. The light response of stomata *Allium cepal*, together with some preliminary observations on the temperature response. *New Phytol.* 51:30.
20. Heath, O.V.S. 1959. The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
21. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
22. Imamura, S. 1943. Investigations of the mechanisms of turgor changes in guard cells (translated). *Jap. J. Bot.* 12:251.
23. Invanoff, S.S. 1944. Guttation-salt injury on leaves of cataloupe, pepper, and onion. *Phytopathology* 34:436.
24. Kelley, V.W. 1932. The effect of pruning of excised shoots on the transpiration rate of some deciduous fruit species. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 29:71.
25. Kemble, A.R., and H.T. Macpherson. 1954. Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. *Biochem J.* 58:46.
26. Kozlowski, T.T. 1955. Tree growth, action and interaction of soil and other factors. *J. Forestry* 53:508.
27. Kozlowski, T.T. 1958. Water relations and growth of trees. *J. Forestry* 56:498.
28. Kozlowski, T.T. 1964. *Water Metabolism in Plants*. New York: Harper & Row.
29. Kramer, P.J. 1957. Outer space in plants. *Science* 125:633.
30. Kramer, P.J. 1959. Transpiration and the water economy of plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
31. Levitt, J. 1974. The mechanism of stomatal movement—once more. *Protoplasma* 82:1.
32. Lloyd, F.E. 1908. The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 82:1.
33. Loftfield, J.V.G. 1921. The behavior of stomata. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 314:1.
34. Manners, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
35. Mansfield, T.A. 1965. Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration. *Physiol. Plant.* 18:79.
36. Martin, E.V., and F.E. Clements. 1935. Studies of the effect of artificial wind on growth and transpiration in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* 10:613.
37. Maximov, N.A. 1928. *The Plant in Relation to Water*. English translation by R.H. Yapp. London: Allen & Unwin.
38. Meidner, H., and T.A. Mansfield. 1965. Stomatal responses to illumination. *Biol. Rev.* 40:483.

39. Meyer, B.S. 1956. The hydrodynamic system. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 3:596. Berlin: Springer.
40. Miller, E.C. 1938. *Plant Physiology*. New York: McGraw-Hill.
41. Möller, C.M. 1947. The effect of thinning, age, and site of foliage, increment, and loss of dry matter. *J. Forestry* 45:393.
42. Parker, J. 1949. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiol.* 24:739.
43. Pettersson, S. 1960. Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanisms for sulphate *Physiol. Plant* 13:133.
44. Raschke, K. 1965. Die Stomata als Glieder eines schwengungsfahigen CO_2 Regelsystems Experimentelles Nachweis an *Zea mays*. L. *Z. Naturforsch.* 20:1261.
45. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann Rev. Plant Physiol.* 26:309.
46. Satoo, T. 1955. The influence of wind on transpiration of some conifers. *Bull. Tokyo Univer Forests* 50:27.
47. Satoo, T. 1962. Wind, transpiration, and tree growth. In T.T. Kozlowski, ed., *Tree Growth*. New York: Ronald Press.
48. Sayre, J.D. 1926. Physiology of the stomata of *Rumex patientia*. *Ohio J. Sci.* 26:233.
49. Scarth, G.W. 1932. Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. *Plant Physiol.* 7:481.
50. Shapiro, S. 1951. Stomata on the ovules of *Zamia floridana*. *Am. J. Bot.* 38:47.
51. Small, J., M.I. Clarke, and J. Crosbie-Baird. 1942. pH phenomena in relation to stomatal opening. *Proc. Roy. Soc.* (Edinburgh) II.-V., B, 61:233.
52. Steward, F.C. 1964. *Plants at Work*. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
53. Sutcliffe, J. 1968. *Plants and Water*. Santa Ana, Calif.: Arnold.
54. Ting, I.P., and W.E. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
55. Turrell, F.M. 1936. The area of the internal exposed surface of dicotyledon leaves. *Am. J. Bot.* 23:255.
56. Turrell, F.M. 1944. Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. *Bot. Gaz.* 105:413.
57. Wilson, C.C. 1948. The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. *Plant Physiol.* 23:5.
58. Winneberger, J.H. 1958. Transpiration as a requirement for growth of land plants. *Physiol. Plant.* 11:56.
59. Wright, S.T.C., and R.W.P. Hiron. 1972. The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions. In D.J. Can, ed., *Plant Growth Substances*. New York: Springer-Verlag.
60. Wylie, R.B. 1948. The dominant role of the epidermis in leaves of adiatum. *Plant Physiol.* 35:465.
61. Yemm, E.W., and A.J. Willis. 1954. Stomatal movements and changes of carbohydrates in leaves of *Chrysanthemum maximum*. *New Phytologist* 53:373.
62. Yin, H.C., and Y.T. Tung. 1948. Phosphorylase in guard cells. *Science* 108:87
63. Zelitch, I. 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 47:1423.
64. Zelitch, I. 1963. The control and mechanisms of stomatal movement. In I. Zelitch, ed., *Stomata and Water Relations in Plants* New Haven: Connecticut Agr. Exp. Sta.

Chapter 5

1. Allen, M.B. 1952. The cultivation of Myxophyceae. *Archif. Mikrobiol.* 17:34.
2. Allen, M.B., and D.I. Arnon. 1955. Studies on nitrogen-fixing blue-green algae. I. Growth and nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. *Plant Physiol.* 30:366.
3. Alway, F.J., A.W. Marsh, and W.J. Methley. 1937. Sufficiency of atmosphere sulfur for maximum crop yields. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 2:229.
4. Amin, J.V., and H.E. Joham. 1958. A molybdenum cycle in the soil. *Soil Sci.* 85:156.

5. Arnon, D.I., and D.R. Hoagland. 1940. Crop production in artificial solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.* 50:463.
6. Barshad, I. 1951. Factors affecting the molybdenum content of pasture plants. I. Nature of soil molybdenum, growth of plants, and soil pH. *Soil Sci.* 71:297.
7. Beeson, K.C. 1959. Magnesium in soils—sources, availability and zonal distribution. In D.H. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 1–11.
8. Bertrand, G. 1905. Sur l'emploi favorable du manganèse comme engrais. *C.R. Acad. Sci. Paris* 141:1255.
9. Bingham, F.T., J.P. Martin, and J.A. Chastain. 1958. Effects of phosphorus fertilization of California soils on minor element nutrition of *Citrus*. *Soil Sci.* 86:24.
10. Bould, C. 1963. Mineral nutrition of plants in soils. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
11. Broyer, T.C., A.B. Carlton, C.M. Johnson, and P.R. Stout. 1954. Chlorine—a micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29:526.
12. Camp, A.F. 1945. Zinc as a nutrient in plant growth. *Soil Sci.* 60:156.
13. Chapman, H.D. 1939. Absorption of iron from finely ground magnetite by citrus seedlings. *Soil Sci.* 49:309.
14. Cole, C.V., and M.L. Jackson. 1950. Colloidal dihydroxy dihydrogen phosphates of aluminum and iron with crystalline character established by electron and x-ray diffraction. *Physic. Colloid. Chem.* 54:128.
15. de Saussure, N.T. 1804. Recherches chimiques sur la végétation. Paris: V. Nyon.
16. Drake, M., D.H. Sieling, and G.D. Scarseth. 1941. Calcium-boron ratio as an important factor in controlling boron starvation. *J. Am. Soc. Agron.* 33:454.
17. Hanna, W.J. 1959. Magnesium as a fertilizer element. In D.J. Horvath, ed., *Magnesium and Agriculture. Proc. West Virginia Univ. Symp.* 12–19.
18. Harmer, P.M., and E.J. Benne. 1945. Sodium as a crop nutrient. *Soil Sci.* 60:137.
19. Hasler, A. 1943. Über das Verhalten des Kupfers im Boden. *Mitt. Lebensmittelunters, u. Hyg.* 34:79.
20. Hewitt, E.J. 1963. Mineral nutrition of plants in culture media. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
21. Hewitt, E.J., E.W. Bolle-Jones, and P. Miles. 1954. The production of copper, zinc and molybdenum deficiencies in crop plants with special reference to some effects of water supply and seed reserves. *Plant Soil* 5:205.
22. Holm-Hansen, O., G.C. Gerloff, and F. Skoog. 1954. Cobalt as an essential element for blue-green algae. *Physiol. Plant.* 7:665.
23. Kittrick, J.A., and M.L. Jackson. 1955. Common ion effect of phosphate solubility. *Soil Sci.* 79:415.
24. Leeper, G.W. 1947. The forms and reactions of manganese in the soil. *Soil Sci.* 63:79.
25. Liebig, J. 1840. *Organic Chemistry in Its Applications to Agriculture and Physiology*. L. Playfair, ed. London: Taylor and Walton.
26. Lipman, C.B. 1938. Importance of silicon, aluminum and chlorine for higher plants. *Soil Sci.* 45:189.
27. Longstaff, W.H., and E.R. Graham. 1951. Release of mineral magnesium and its effect on growth and composition of soybeans. *Soil Sci.* 71:167.
28. Lucas, R.E. 1948. Chemical and physical behavior of copper in organic soils. *Soil Sci.* 66:119.
29. Lynd, J.Q., and L.M. Turk. 1948. Overliming injury on an acid sandy soil. *J. Am. Soc. Agron.* 40:205.
30. Lyon, T.L., H.O. Buckman, and N.C. Brady. 1952. *The Nature and Properties of Soils*. New York: Macmillan.
31. Marshall, C.E. 1951. The activities of cations held by soil colloids and the chemical environment of plant roots. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.

32. McAuliffe, C.D., N.S. Hall, L.A. Dean, and S.B. Hendricks. 1948. Exchange reactions between phosphates and soils: hydroxylic surfaces of soil minerals. *Proc. Soil Sci. Am.* 12:119.
33. McLean, F.T., and B.E. Gilbert. 1927. The relative aluminum tolerance of crop plants. *Soil Sci.* 24:163.
34. Menzel, R.G., and M.L. Jackson. 1950. Mechanism of sorption of hydroxy cupric ion by clays. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 15:122.
35. Millar, C.E., L.M. Turk, and H.D. Foth. 1951. *Fundamentals of Soil Science*. New York: Wiley.
36. Olsen, S.R. 1953. Inorganic phosphorus in alkaline and calcareous soils. *Agronomy* 4:89.
37. Olsen, S.R. 1953. The measurement of phosphorus on the surface of soil particles and its relationship to plant available phosphorus. *Kansas Agr. Exp. Sta. Rept.* 4:59.
38. Osterhout, W.J.V. 1906. On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. *Bot. Gaz.* 42:127.
39. Osterhout, W.J.V. 1912. Plants which require sodium. *Bot. Gaz.* 54:532.
40. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
41. Quastel, J.H. 1963. Microbial activities of soil as they affect plant nutrition. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
42. Reeve, E., and J.W. Shive. 1944. Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition. *Soil Sci.* 57:1.
43. Rogers, L.H., and C. Wu. 1948. Zinc uptake by oats as influenced by application of lime and phosphate. *J. Am. Soc. Agron.* 40:563.
44. Sommer, A.L. 1926. Studies concerning essential nature of aluminum and silicon for plant growth. *Univ. Calif. Publ. Agr. Sci.* 5:2.
45. Steenbjerg, F. 1950. Investigations on microelements from a practical point of view. In *Trace Elements in Plant Physiology*. *Lotsya* 3:87.
46. Steinberg, R.A. 1938. The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger*. *J. Agr. Res.* 57:569.
47. Steinberg, R.A. 1941. Use of *Lemma* for nutrition studies on green plants. *J. Agr. Res.* 62:423.
48. Steinberg, R.A. 1945. Use of microorganisms to determine essentiality of minor elements. *Soil Sci.* 60:185.
49. Steinberg, R.A. 1946. Mineral requirements of *Lemma minor*. *Plant Physiol.* 21:42.
50. Stiles, W. 1958. Other elements. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:599. Berlin: Springer.
51. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*. London: Cambridge University Press.
52. Stout, P.R., and D.I. Arnon. 1939. Experimental methods for the study of the role of copper, manganese and zinc in the nutrition of higher plants. *Am. J. Bot.* 26:144.
53. Ulrich, A., and K. Ohki. 1956. Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31:171.
54. Wiklander, L. 1958. The soil. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 4:118. Berlin: Springer.
55. Wiklander, L., G. Hallgren, and E. Jonsson. 1950. Studies on gyttja soils. III. *Kungl. Lantbrukshogsk. Ann.* 17:425.
56. Wilson, B.D. 1926. Sulfur supplied to the soil in rainwater. *J. Am. Soc., Agron.* 18:1108.
57. Woodward, J. 1699. Some thoughts and experiments on vegetation. *Phil Trans. Roy. Soc. London* 21:382.

Chapter 6

1. Arnon, D.I., P.R. Stout, and F. Sipos. 1940. Radioactive phosphorus as an indicator of phosphorus absorption of tomato plants at various stages of development. *Am. J. Bot.* 27:791.
2. Bennet-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
3. Biddulph, O. 1941. Diurnal migration of in-

jected radiophosphorus from bean leaves. *Am. J. Bot.* 28:348.
4. Biddulph, O. 1959. Translocation of inorganic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
5. Biddulph, O., S.F. Biddulph, R. Cory, and H. Koontz. 1958. Circulation patterns for P^{32}, S^{35}, and Ca^{45} in the bean plant. *Plant Physiol.* 33:293.
6. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P^{32} and $C^{14}O_2$. *Plant Physiol.* 32:608.
7. Biddulph, O., and J. Markle. 1944. Translocation of radiophosphorus in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 31:65.
8. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem of the cotton plant. *Am. J. Bot.* 43:143.
9. Brouwer, R. 1956. Investigations into occurrence of active and passive components in the ion uptake by *Vicia faba*. *Acta Bot. Néerl.* 5:287.
10. Broyer, T.C., and D.R. Hoagland. 1943. Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movements of salts and water in plants. *Am. J. Bot.* 30:261.
11. Butler, G.W. 1953. Ion uptake by young wheat plants. II. The "apparent free space" of wheat roots. *Physiol. Plant.* 5:617.
12. Clements, H.F., and C.J. Engard. 1938. Upward movement of inorganic solutes as affected by a girdle. *Plant Physiol.* 13:103.
13. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
14. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
15. Crafts, A.S., and T.C. Broyer. 1938. Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Bot.* 25:529.
16. Curtis, O.F. 1935. *The Translocation of Solutes in Plants: A Critical Consideration of Evidence Bearing upon Solute Movement*. New York: McGraw-Hill.
17. Epstein, E. 1955. Passive permeation and active transport of ions in plant roots. *Plant Physiol.* 30:529.
18. Epstein, E. 1956. Mineral nutrition of plants: mechanisms of uptake and transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:1.
19. Epstein, E., and C.E. Hagen. 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27:457.
20. Epstein, E., and J.E. Leggett. 1954. The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism. *Am. J. Bot.* 41:788.
21. Handley, R., and R. Overstreet. 1955. Respiration and salt absorption by excised barley roots. *Plant Physiol.* 30:418.
22. Higinbotham, N. 1973. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24:25.
23. Higinbotham, N. 1973. The mineral absorption process in plants. *Bot. Rev.* 39:15.
24. Hoagland, D.R. 1944. Lectures on the inorganic nutrition of plants. *Chronica botanica*, Waltham, Mass.
25. Hodges, T.K. 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25:163.
26. Honert, T.H. van den, J.J.M. Hooymans, and W.S. Volkers. 1955. Experiments on the relation between water absorption and mineral uptake by plant roots. *Acta Bot. Néerl.* 4:139.
27. Hope, A.B. 1953. Salt uptake by root tissue cytoplasm: the relation between uptake and external concentration. *Australian J. Biol. Sci.* 6:396.
28. Hope, A.B., and P.G. Stevens. 1952. Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. *Australian J. Sci. Res.* B-1:335.
29. Hopkins, H.T. 1956. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31:155.
30. Hylmö, B. 1953. Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plant.* 6:333.
31. Hylmö, B. 1955. Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8:433.
32. Jenny, H. 1951. Contact phenomena be-

tween absorbents and their significance in plant nutrition. In E. Truog, ed., *Mineral Nutrition of Plants*. Madison: University of Wisconsin Press.

33. Jenny, H., and R. Overstreet. 1939. Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* 47:257.
34. Koontz, H., and O. Biddulph. 1957. Factors regulating absorption and translocation of foliar applied phosphorus. *Plant Physiol.* 32:463.
35. Kramer, P.J. 1956. Relative amounts of mineral absorption through various regions of roots. *U.S. Atomic Energy Commission Report TID–7512* 287.
36. Kylin, A., and B. Hylmö. 1957. Uptake and transport of sulfate in wheat. Active and passive components. *Physiol. Plant.* 10:467.
37. Leggett, J.E., and E. Epstein. 1956. Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31:222.
38. Levitt, J. 1957. The significance of "apparent free space" (AFS) in ion absorption. *Physiol. Plant.* 10:882.
39. Lopushinsky, W. 1964. Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.* 39:494.
40. Lundegårdh, H. 1950. The translocation of salts and water through wheat roots. *Physiol. Plant.* 3:103.
41. Lundegårdh, H. 1954. Anion respiration. The experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 8:262.
42. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem. Z.* 261:235.
43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1931. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium, and calcium. *Ann. Bot.* 45:126.
44. Mason, T.G., E.J. Maskell, and E. Phillis. 1936. Concerning the independence of solute movement in the phloem. *Ann. Bot.* 50:23.
45. Olsen, C. 1942. Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. *C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Sér. chim.* 24:69.
46. Overstreet, R., L. Jacobson, and R. Handley. 1952. The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. *Plant Physiol.* 27:583.
47. Pfeffer, W. 1900. The mechanism of absorption and translocation. pp. 86–175 (Chapter 4). In *The Physiology of Plants*, vol. I. Translated and edited by A.J. Ewart. London: Oxford University Press.
48. Phillis, E., and T.G. Mason. 1940. The effect of ringing on the upward movement of solutes from the roots. *Ann. Bot.* 4:635.
49. Rediske, J.H., and O. Biddulph. 1953. The absorption and translocation of iron. *Plant Physiol.* 28:576.
50. Rees, W.J. 1949. The salt relations of plant tissues. IV. Some observations on the effect of the preparation of storage tissue on its subsequent absorption of manganese chloride. *Ann. Bot.* 13:29.
51. Robertson, R.N. 1958. The uptake of minerals. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 4:243 Berlin: Springer.
52. Robertson, R.N., M.J. Wilkins, and D.C. Weeks. 1951. Studies in the metabolism of plant cells. IX. The effects of 2,4-dinitrophenol on salt accumulation and salt respiration. *Australian J. Sci. Res.* B4:248.
53. Russell, R.S., and D.A. Barber. 1960. The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:127.
54. Steward, F.C. 1935. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem.* 4:519.
55. Steward, F.C., and J.F. Sutcliffe. 1959. Plants in relation to inorganic salts. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
56. Stout, P.R., and D.R. Hoagland. 1939. Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Am. J. Bot.* 26:320.

57. Sutcliffe, J.F. 1962. *Mineral Salts Absorption in Plants*. New York: Pergamon Press.
58. Viets, F.G. 1944. Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19:466.

Chapter 7

1. Agarwala, S.C., and E.J. Hewitt. 1954. Molybdenum as a plant nutrient. IV. The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in chlorophyll and ascorbic acid fractions in cauliflower plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 29:291.
2. Arnon, D.I. 1959. Chloroplasts and photosynthesis. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:181.
3. Bandurski, R.S., L.G. Wilson, and C.L. Squires. 1956. The mechanism of "active sulfate" formation. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6408.
4. Bennett-Clark, T.A. 1956. Salt accumulation and mode of action of auxin: a preliminary hypothesis. In R.L. Wain and F. Wightman, eds., *Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances*. London: Butterworth.
5. Brown, L., and C.C. Wilson. 1952. Some effects of zinc on several species of *Gossypium* L. *Plant Physiol.* 27:812.
6. Burström, H. 1939. Über die Schwermetallkatalyze der Nitratassimilation. *Planta* 29:292.
7. Calvin, M. 1954. Chelation and catalysis. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
8. Davidson, F.M., and C.M. Long. 1958. The structure of the naturally occurring phosphoglycerides. 4. Action of cabbage leaf phospholipase. *Biochem. J.* 69:458.
9. Davis, D.E. 1949. Some effects of calcium deficiency on the anatomy of *Pinus taeda*. *Am. J. Bot.* 36:276.
10. Eaton, S.V. 1935. Influence of sulfur deficiency on the metabolism of the soybean. *Bot. Gaz.* 97:68.
11. Eaton, S.V. 1941. Influence of sulfur deficiency on metabolism of the sunflower. *Bot. Gaz.* 102:533.
12. Eaton, S.V. 1942. Influence of sulfur deficiency on metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 104:306.
13. Eaton, S.V. 1949. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of sunflowers. *Bot. Gaz.* 110:449.
14. Eaton, S.V. 1950. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of soybean. *Bot. Gaz.* 111:426.
15. Eaton, S.V. 1951. Effects of sulfur deficiency on the growth and metabolism of the tomato. *Bot. Gaz.* 112:300.
16. Eaton, S.V. 1952. Effects of phosphorus deficiency on growth and metabolism of black mustard. *Bot. Gaz.* 113:301.
17. Eltinge, E.T. 1941. Effects of manganese deficiency upon the histology of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiol.* 16:189.
18. Eversole, R.A., and E.L. Tatum. 1956. Chemical alteration of crossing over frequency in *Chlamydomonas*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 42:68.
19. Eyster, C., T.E. Brown, H. Tanner, and S.L. Hood, 1958. Manganese requirement with respect to growth, Hill reaction and photosynthesis. *Plant Physiol.* 33:235.
20. Florell, C. 1956. The influence of calcium on root mitochondria. *Physiol. Plant.* 9:236.
21. Florell, C. 1957. Calcium, mitochondria and anion uptake. *Physiol. Plant.* 10:781.
22. Gauch, H.G. 1957. Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8:31.
23. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
24. Gauch, H.G., and W.M. Dugger. 1954. *The Physiological Role of Boron in Higher Plants: A Review and Interpretation*. Tech. Bull. A-80. Agr. Exp. Sta., University of Maryland.
25. Gilbert, F.A. 1951. The place of sulfur in plant nutrition. *Bot. Rev.* 17:671.
26. Goldacre, P.L. 1961. The indole-3-acetic acid oxidase-peroxidase of peas. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.

27. Granick, S. 1950. Iron metabolism in animals and plants. *Harvey Lectures Ser.* 44:220.
28. Green, L.F., J.F. McCarthy, and C.G. King. 1939. Inhibition of respiration and photosynthesis in *Chlorella pyrenoidosa* by organic compounds that inhibit copper catalysis. *J. Biol. Chem.* 128:447.
29. Hall, J.D., R. Barr, A.H. Al-Abbas, and F.L. Crane. 1972. The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient maize leaves. *Plant Physiol.* 50:404.
30. Hewitt, E.J. 1945. Marsh spot in beans. *Nature* 155:22.
31. Hewitt, E.J. 1963. The essential nutrient elements: requirements and interactions in plants. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology* New York: Academic Press.
32. Hewitt, E.J., S.C. Agarwala, and E.W. Jones. 1950. Effect of molybdenum status on the ascorbic acid content of plants in sand culture. *Nature* 166:1119.
33 Hoch, F.L., and B.L. Vallee. 1958. The metabolic role of zinc. In C.A. Lamb, O.G. Bentley, and J.M. Beattie, eds., *Trace Elements*. New York: Academic Press.
34. Hyde, B.B., and R.L. Paliwal. 1958. Studies on the role of cations in the structure and behaviour of plant chromosomes. *Am J. Bot.* 45:433.
35. Iljin, W.S. 1952. Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calciose). III. Mineral elements. *Plant Soil* 4:11.
36. Jacobson, L 1945 Iron in the leaves and chloroplasts of some plants in relation to chlorophyll content. *Plant Physiol.* 20:233.
37. Jacobson, L., and J.J. Oertli. 1956. The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol* 31:199.
38. Joham, H.E. 1957. Carbohydrate distribution as affected by calcium deficiency in cotton. *Plant Physiol.* 32:113.
39. Kalra, G.S. 1956. Responses of the tomato plant to calcium deficiency. *Bot. Gaz.* 118:18.
40. Keilin, D., and T. Mann. 1940. Carbonic anhydrase. *Biochem. J.* 34:1163.
41. Kenten, R.H. 1955. The oxidation of indole-3-acetic acid by waxpod bean root sap and peroxidase systems. *Biochem. J.* 59:110.
42. Kessler, E. 1955. On the role of manganese in the oxygen-evolving system in photosynthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 59:527.
43. Kessler, E., W. Arthur, and J.E. Brugger. 1957. The influence of manganese and phosphate on delayed light emission, fluorescence, photoreduction and photosynthesis in algae. *Arch. Biochem. Biophys.* 71:326.
44. Lindner, R.C., and C.P. Harley. 1944. Nutrient interrelations in lime-induced chlorosis. *Plant Physiol.* 19:420.
45. Loustalot, A.J., F.W. Burrows, S.G. Gilbert, and A. Nason. 1945. Effect of copper and zinc deficiencies on the photosynthesis activity of the foliage of young tung trees. *Plant Physiol.* 20:283.
46. Lutman, B.F. 1934. *Cell Size and Structure in Plants as Affected by Inorganic Elements.* Bull. 383. Agr. Exp. Sta. University of Vermont.
47. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient anion supply. *Bot Gaz.* 105:394.
48. Lyon, C., and C.R. Garcia. 1944. Anatomical responses of tomato stems to variations in the macronutrient cation supply. *Bot Gaz.* 105:441.
49. McElroy, W.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of micronutrient elements in enzyme systems. *Ann. Rev. Plant Physiol* 5:1.
50. Mazia, D. 1954. The particulate organization of the chromosome. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 40:521.
51. Morton, A.G., and D.J. Watson. 1948. A physiological study of leaf growth. *Ann Bot.* 12:281.
52. Nason, A. 1950. Effect of zinc deficiency on the synthesis of tryptophane by *Neurospora* extracts. *Science* 112:111.
53. Nason, A. 1956. Enzymatic steps in the assimilation of nitrate and nitrite in fungi and green plants. In W.D. McElroy and H.B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism.*

Baltimore, M.D.: Johns Hopkins University Press.

54. Nason, A., N.O. Kaplan, and H.O. Oldewurtel. 1953. Further studies of nutritional conditions affecting enzymatic constitution in *Neurospora*. *J. Biol. Chem.* 201:435.
55. Nason, A., and W.D. McElroy. 1963. Modes of action of the essential mineral elements. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
56. Neish, A.C. 1939. Studies on chloroplasts. II. Their chemical composition and the distribution of certain metabolites between the chloroplasts and the remainder of the leaf. *Biochem. J.* 33:300.
57. Njoku, E. 1957. The effect of mineral nutrition and temperature on leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytol.* 56:154.
58. Piper, C.S. 1942. Investigations on copper deficiency in plants. *J. Agr. Sci.* 32:143.
59. Possingham, J.V. 1956. The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants. I. A comparison of effects of deficiencies of copper, zinc, manganese, iron and molybdenum. *Australian Biol. Sci.* 9:539.
60. Price, C.A., and E.F. Carell. 1964. Control by iron of chlorophyll formation and growth in *Euglena graciles*. *Plant Physiol.* 39:862.
61. Reed, H.S. 1946. Effects of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. *Am. J. Bot.* 33:778.
62. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. Identification of enzymatically active sulfate as adenosine-3'-phosphate-5'-phosphosulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:2652.
63. Robbins, P.W., and F. Lipmann. 1956. The enzymatic sequence in the biosynthesis of active sulfate. *J. Am. Chem. Soc.* 78:6409.
64. Sadana, J.C., and W.D. McElroy. 1957. Nitrate reductase from *Achromobacter fischeri*. Purification and properties: functions of flavines and cytochrome. *Arch. Biochem. Biophys.* 67:16.
65. Sisler, E.C., W.M. Dugger, and H.G. Gauch. 1956. The role of boron in the translocation of organic compounds in plants. *Plant Physiol.* 31:11.
66. Skoog, F. 1940. Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. *Am. J. Bot.* 27:939.
67. Smith, P.F., W. Reuther, and A.W. Specht. 1950. Mineral composition of chlorotic orange leaves and some observations on the relation of sample preparation technique to the interpretation of results. *Plant Physiol.* 25:496.
68. Steffensen, D. 1953. Induction of chromosome breakage at meiosis by a magnesium deficiency in *Tradescantia*. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 39:613.
69. Steffensen, D. 1955. Breakage of chromosomes in *Tradescantia* with a calcium deficiency. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 41:155.
70. T'so, P.O.P., J. Bonner, and J. Vinograd. 1957. Physical and chemical properties of microsomal particles from pea seedlings. *Plant Physiol. Suppl.* 32:XII.
71. Tsui, C. 1948. The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Am. J. Bot.* 35:172.
72. Wallihan, E.F. 1955. Relation of chlorosis to concentration of iron in citrus leaves. *Am. J. Bot.* 42:101.
73. Webster, G.C. 1953. Peptide bond synthesis in higher plants. I. *Arch. Biochem. Biophys.* 47:241.
74. Webster, G.C. 1956. Effect of monovalent ions on the incorporation of amino acids into protein. *Biochem. Biophys. Acta* 20:565.
75. Webster, G.C., and J.E. Varner. 1954. Mechanism of enzymatic synthesis of gamma-glutamylcysteine. *Federation Proc.* 13:1049.
76. Weinstein, L.H., E.R. Purvis, A.N. Meiss, and R.L. Uhler. 1954. Absorption and translocation of ethylenediamine tetraacetic acid by sunflower plants. *J. Agr. Food Chem.* 2:421.
77. Wiessner, W. 1962. Inorganic micronutrients. In R.A. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.

Chapter 8

1. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1960. Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci*. 90:205.
2. Ahmed, S., and H.J. Evans. 1961. The essentiality of cobalt for soybean plants grown under symbiotic conditions. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.* 47:24.
3. Allen, E.K., and O.N. Allen. 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:48. Berlin: Springer.
4. Anfinsen, C.B. 1959. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
5. Aslam, M., R.C. Huffaker, and R.L. Travis. 1973. The interaction of respiration and photosynthesis in induction of nitrate reductase activity. *Plant Physiol*. 52:137.
6. Beevers, H., L.E. Schrader, D. Flesher, and R.H. Hageman. 1965. The role of light and nitrate in the induction of nitrate reductase in radish cotyledons and maize seedlings. *Plant Physiol*. 40:691.
7. Bollard, E.G. 1959. Urease, urea and ureides in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol* 13:304.
8. Dalling, M.J., D.P. Hucklesby, and R.H. Hageman. 1973. A comparison of nitrite reductase enzymes from green leaves, scutella, and roots of corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol*. 51:481.
9. Dart, P.J. 1971. Scanning electron microscopy of plant roots. *J. Exp. Bot*. 22:163.
10. Epstein, E. 1965. Mineral metabolism. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
11. Evans, H.J., and M. Kliewer. 1964. Vitamin B_{12} compounds in relation to the requirements of cobalt for higher plants and nitrogen-fixing organisms. *Ann. N.Y. Acad Sci* 112:735.
12. Evans, H.J., and A Nason. 1953. Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. *Plant Physiol*. 28:233.
13. Gest, H., J. Judis, and H.D. Peck. 1956. Reduction of molecular nitrogen and relationships with photosynthesis and hydrogen metabolism. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
14. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
15. Hageman, R.H., and D. Flesher. 1960. Nitrate reductase activity in corn seedlings as affected by light and nitrate content of nutrient medium. *Plant Physiol*. 35:700.
16. Harris, G.P. 1954. Amino acids as sources of nitrogen for the growth of isolated oat embryos. *New Phytol*. 55:253.
17. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea of other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoida*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem*. (Tokyo) 45:57.
18. Hewitt, E.J., and M.M.R.K. Afridi. 1959. Adaptive synthesis of nitrate reductase in higher plants. *Nature* 183:57.
19. Hinsvark, O.N., S.H. Wittwer, and H.B. Tukey. 1953. The metabolism of foliar-applied urea. I. Relative rates of $C^{14}O_2$ production by certain vegetable plants treated with labeled urea. *Plant Physiol*. 28:70.
20. Kannangara, C.G., and H.W. Woolhouse. 1967. The role of carbon dioxide, light and nitrate in the synthesis and degradation of nitrate reductase in leaves of *Perilla frutescens*. *New Phytol*. 66:553.
21. Kemp, J.D., D.E. Atkinson, A. Ehret, and R.A. Lazzarini. 1963. Evidence for the identity of the nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-specific sulfite and nitrite reductase of *Escherichia coli*. *J. Biol. Chem*. 238:3466.
22. Medina, A., and D.J.D. Nicholas. 1957. Metallo-enzymes in the reduction of nitrite to ammonia in *Neurospora*. *Biochim. Biophys. Acta* 25:138.
23. Mengel, K., and E.A. Kirkby. 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Int. Potash Inst., eds. Bern: Der Bund.
24. Murphy, M.J., L.M. Siegel, S.R. Tove, and

H. Kamin. 1974. Siroheme: a new prosthetic group participating in six-electron reduction reactions catalyzed by both sulphite and nitrite reductases. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 71:612.
25. Nason, A., and H.J. Evans. 1954. Triphosphopyridine nucleatide-nitrate reductase in *Neurospora. J. Biol. Chem.* 202:655.
26. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1954. Mechanism of action of nitrate reductase from *Neurospora. J. Biol. Chem.* 211:183.
27. Nicholas, D.J.D., and A. Nason. 1955. Role of molybdenum as a constitutent of nitrate reductase from soybean leaves. *Plant Physiol.* 30:135.
28. Nightingale, G.T., L.G. Schermerhorn, and W.R. Robbins. 1928. *The Growth Status of the Tomato as Correlated with Organic Nitrogen and Carbohydrates in Roots, Stems and Leaves.* Bull. 461. N.J. Agr. Exp. Sta.
29. Paulsen, G.M., and J.E. Harper. 1968. Evidence for a role of calcium in nitrate assimilation in wheat seedlings. *Plant Physiol.* 43:775.
30. Phillips, D.A., R.M. Daniel, C.A. Appleby, and H.J. Evans. 1973. Isolation from *Rhizobium* of factors which transfer electrons to soybean nitrogenase. *Plant Physiol.* 51:136.
31. Phillips, D.A., R.L. Howard, and H.J. Evans. 1973. Studies on the genetic control of a nitrogenase component in leguminous root nodules. *Physiol. Plant.* 28:248.
32. Ritenour, G.L., K.W. Joy, J. Bunning, and R.H. Hageman. 1967. Intracellular localization of nitrate reductase, nitrite reductase, and glutamic acid dehydrogenase in green leaf tissue. *Plant Physiol.* 42:233.
33. Smillie, R.M., and B. Entach. 1971. Phytoflavin. In A. San Pietro, ed., *Methods in Enzymology*, vol. 23. New York: Academic Press.
34. Stevens, S.E., and C. Van Baalen. 1973. Characteristics of nitrate in a mutant of the blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum. Plant Physiol.* 51:350.
35. Stiles, W. 1961. *Trace Elements in Plants*, 3rd ed. New York: Cambridge University Press.
36. Stiller, M. 1966. Hydrogenase-mediated nitrite reduction in *Chlorella. Plant Physiol.* 41:348.
37. Stiller, M., and J.K.H. Lee. 1964. Hydrogenase activity in *Chlorella. Biochim. Biophys. Acta* 93:174.
38. Street, H.E., and D.E.G. Sheat. 1958. The absorption and availability of nitrate and ammonia. In W. Ruhland, ed. *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:150. Berlin: Springer.
39. Thimann, K.V. 1939. The physiology of nodule formation. *Trans. Third. Comm. Intern. Soc. Soil Sci.*, New Brunswick, N.J.
40. Tiedjens, V.A. 1934. Factors affecting assimilation of ammonia and nitrate nitrogen particularly in tomato and apple. *Plant Physiol.* 9:31.
41. Travis, R.L., W.R. Jordan, and R.C. Huffaker. 1970. Light and nitrate requirements for induction of nitrate reductase activity in *Hordeum vulgare. Physiol. Plant.* 23:678.
42. Travis, R.L., and J.L. Key. 1971. Correlation between polyribosome level and the ability to induce nitrate reductase in dark-grown corn seedlings. *Plant Physiol.* 48:617.
43. Verhoeven, W. 1956. Some remarks on nitrate and nitrite metabolism in microorganisms. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Inorganic Nitrogen Metabolism.* Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
44. Virtanen, A.I., J. Erkama, and H. Linkola. 1947. On the relation between nitrogen fixation and leghaemoglobin content of leguminous root nodules. II. *Acta Chem. Scand.* 1:861.
45. Virtanen, A.I., and J.K. Miettinen. 1963. Biological nitrogen fixation. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology.* New York: Academic Press.
46. Walker, J.B. 1952. Arginosuccinic acid from *Chlorella pyrenoidosa. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:561.
47. Wallace, W. 1973. The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in the maize seedling. *Plant Physiol.* 52:191.
48. White, P.R. 1937. Amino acids in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12:793.

49. Wilson, P.W. 1940. *The Biochemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation*. Madison: University of Wisconsin Press.
50. Wilson, P.W. 1958. Asymbiotic nitrogen fixation. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 8:9. Berlin: Springer.
51. Wilson, P.W., and C.J. Lind. 1943. Carbon monoxide inhibition of *Azotobacter* in microrespiration experiments. *J. Bacter.* 45:219.
52. Wilson, P.W., and W.W. Umbreit. 1937. Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. III. Hydrogen as a specific inhibitor. *Arch. Mikrobiol.* 8:440.
53. Wilson, P.W., W.W. Umbreit, and S.B. Lee. 1938 Mechanism of symbiotic nitrogen fixation. IV. Specific inhibition by hydrogen. *Biochem. J.* 32:2084.
54. Winter, H.C., and R.H. Burris. 1976. Nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 45.409.
55. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1938. Chromosome numbers in nodules and roots of red clover, common vetch and garden peas. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 24:87.
56. Wipf, L., and D.C. Cooper. 1940. Somatic doubling of chromosomes and nodular infection in certain *Leguminosae*. *Am. J Bot.* 27:821.

Chapter 9

1. Anfinsen, C.B. 1959. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley.
2. Berg, P., and E.J. Ofengand. 1958. An enzymatic mechanism for linking amino acids to RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:78.
3. Danielson, C.E. 1951. The breakdown of high molecular reserve proteins of peas during germination. *Acta Chem. Scand.* 5:551.
4. Folkes, B.F. 1959. The position of amino acids in the assimilation of nitrogen and the synthesis of proteins in plants. *S.E.B. Symposia* 13:126.
5. Folkes, B.F., and E.W. Yemm. 1958. The respiration of barley plants. X. Respiration and the metabolism of amino acids and proteins in germinating grain. *New Phytol.* 57:106.
6. Hattori, A. 1958. Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoida*. II. Changes in levels of amino acids and amides during the assimilation of ammonia and urea by nitrogen-starved cells. *J. Biochem.* (Tokyo) 45:57.
7. Hendry, L.B., and F.H. Witham. 1979. Stereochemical recognition in nucleic acid—amino acid interactions and its implications in biological coding: a model approach. *Perspect. Biol. Med.* 22:333.
8. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA–small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
9. Oaks, A., and H. Beevers. 1964. The requirement for organic nitrogen in *Zea mays* embryos. *Plant Physiol.* 39:37.
10. Schweet, R.S., F.C. Bovard, E. Allen, and F. Glassman. 1958. The incorporation of amino acids into ribonucleic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 44:173.
11. Synenki, R.M., C.S. Levings, III, and D.M. Shah. 1978. Physiochemical characterization of mitochondrial DNA from soybean. *Plant Physiol.* 61:460.
12. Watson, J.D., and F.H.C. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171:737.
13. Wilson, D.G., K.W. King, and R.H. Burris. 1954. Transamination in plants. *J. Biol Chem.* 208:863.

Chapter 10

1. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1973. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
2. Hellerman, L., and C.C. Stock. 1938. Activation of enzymes. *J. Biol. Chem.* 125:771.
3. McGilvery, R.W., with G. Goldstein. 1979. *Biochemistry: A Functional Approach*. Philadelphia: Saunders.
4. Sumner, J.B. 1926. The isolation and crys-

tallization of the enzyme urease. *J. Biol. Chem.* 69:435.

Chapter 11

1. Akazawa, T., T. Minamikawa, and T. Murata. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. *Plant Physiol.* 39:371.
2. Barker, F., H. Nasr, F. Morrice, and J. Bruce. 1950. Bacterial breakdown of structural starches in the digestive tract of ruminant and non-ruminant mammals. *J. Path.* 62:617.
3. Baum, H., and G.A. Gilbert. 1953. A simple method for the preparation of crystalline potato phosphorylase and Q-enzyme. *Nature* 17:983.
4. Bernfeld, P. 1951. Enzymes of starch degradation and synthesis. *Adv. Enzymol.* 12:379.
5. Bourne, E.J., and H. Weigel. 1954. ^{14}C-cellulose from *Acetobacter acetigenum*. *Chem. Ind.* (30 January):132.
6. Brimacombe, J.S., and M. Stacey. 1962. Cellulose, starch, and glycogen. In M. Florkin and H.S. Mason, eds., *Comparative Biochemistry*. New York: Academic Press.
7. Brummond, D.O., and A.P. Gibbons. 1964. The enzymatic synthesis of cellulose by the higher plant. *Biochem. Biophys. Res. Com.* 17:156.
8. Caputto, R., L.F. Leloir, C.E. Cardini, and A.C. Paladini. 1950. Isolation of the coenzyme of the galactose phosphate-glucose phosphate transformation. *J. Biol. Chem.* 184:333.
9. Doesburg, J.J. 1973. The pectic substances. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
10. Edelman, J., and M.A. Hall. 1964. Effect of growth hormones on the development of invertase associated with cell walls. *Nature* 201:296.
11. Edelman, J., and T.G. Jefford. 1964. The metabolism of fructose-polymers in plants. *Biochem. J.* 93:148.
12. French, D. 1954. The raffinose family of oligosaccharides. *Adv. Carbohydrate Chem.* 9:149.
13. Gibbs, M. 1959. Metabolism of carbon compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10:329.
14. Glaser, L. 1958. The synthesis of cellulose in cell-free extracts of *Acetobacter xylinum*. *J. Biol. Chem.* 232:627.
15. Gottschalk, A., 1958. The enzymes controlling hydrolytic phosphorolytic and transfer reactions of the oligosaccharides. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:87. Berlin-Springer.
16. Hanes, C.S. 1940. The reversible formation of starch from glucose-1-phosphate catalyzed by potato phosphorylase. *Proc. Roy. Soc. (London)* B129:174.
17. Hobson, P.N., W.J. Whelan, and S. Peat. 1951. The enzymatic synthesis and degradation of starch. XIV. R-enzyme. *J. Chem. Soc.* 1451.
18. Kaufman, P.B., N. Ghosheh, and H. Ikuma. 1968. Promotion of growth and invertase activity by gibberellic acid in developing *Avena* internodes. *Plant Physiol.* 43:29.
19. Manner, D.J. 1973. Starch and inulin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
20. Maruo, B., and T. Kobayaski. 1951. Enzymic scission of the branch links in amylopectin. *Nature* 167:606.
21. Mendicino, J. 1960. Sucrose phosphate synthesis in wheat germ and green leaves. *J. Biol. Chem.* 235:3347.
22. Miller, L.P. 1973. Mono- and oligosaccharides. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
23. Murata, T., T. Minamikawa, T. Akazawa, and T. Sugiyama. 1964. Isolation of adenosine diphosphate glucose from ripening rice grains and its enzymic synthesis. *Arch. Biochem. Biophys.* 106:371.
24. Murata, T., T. Sugiyama, and T. Akazawa. 1964. Enzymic mechanism of starch synthesis in ripening rice grains. II. Adenosine diphosphate glucose pathway. *Arch. Biochem. Biophys.* 107:92.
25. Palmer, J.M. 1966. The influence of growth

regulating substances on the development of enhanced metabolic rates in thin slices of beetroot storage tissue. *Plant Physiol.* 41:1173.
26. Peat, S., W.J. Whelan, and W.R. Rees. 1953. D-Enzyme: a disproportionating enzyme in potato juice. *Nature* 172:158.
27. Ranson, S.L., and M. Thomas. 1963. Enzyme action in plant metabolism. In W.B. Turill, ed., *Vistas in Botany*. New York: Macmillan.
28. Rorem, E.S., H.G. Walker, and R.M. McCready. 1960. Biosynthesis of sucrose and sucrose-phosphate in sugar beet leaf extract. *Plant Physiol.* 35:269.
29. Scherpenberg, H. van, W. Grobner, and O. Kandler. 1965. *Beitr. Biochem. Physiol. Naturstoffen Festschr.* 387, 406.
30. Schramm, M., Z. Gromet, and S. Hestrin. 1957. Role of hexose phosphate in synthesis of cellulose by *Acetobacter xylinum. Nature.* 179:28.
31. Sellmair, J. and O. Kandler. 1970. *Z. Pflanzenphysiol.* 63:65.
32. Teng, J. and R.L. Whistler. 1973. Cellulose and chitin. In L.P. Miller, ed., *Phytochemistry*. New York: Van Nostrand Reinhold.
33. Timell, T.E. 1965. Wood and bark polysaccharides. In W.A. Coté, Jr., ed., *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*. Syracuse, N.Y.: Syracuse University Press.
34. Walker, D.A., and W.J. Whelan. 1959. Synthesis of amylose by potato D-enzyme. *Nature* 183:46.
35. Webb, K.L., and J.W.A. Burley. 1964. Stachyose translocation in plants. *Plant Physiol.* 39:973.
36. Whelan, W.J. 1958. Starch and similar polysaccharides. In W. Rühland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 6:154. Berlin: Springer.
37. Wolfrom, M.L., and A. Thompson. 1956. Occurrence of the (1 → 3)-linkage in starches. *J. Am. Chem. Soc.* 78:4116.
38. Worth, H.G.J. 1967. The chemistry and biochemistry of pectic substances. *Chem. Rec.* 67:465.
39. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
40. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.

Chapter 12

1. Akoyunoglou, G.A., and H.W. Siegelman. 1968. Protochlorophyllide resynthesis in dark-grown bean seedlings. *Plant Physiol.* 43:66.
2. Allen, M.B. 1966. Distribution of the chlorphylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
3. Bamji, M.S., and N.I. Krinsky. 1965. Carotenoid de-epoxidation in algae. II. Enzymatic conversion of antheraxanthin to zeaxanthin. *J. Biol. Chem.* 240:467.
4. Bartels, P.G., K. Matsuda, A. Siegel, and T.E. Weier. 1967. Chloroplast ribosome formation: inhibition by 3-amino-1,2,4-triazole. *Plant Physiol.* 42:736.
5. Bergeron, J. 1959. The bacterial chromatophore. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:118.
6. Blackman, F. 1905. Optima and limiting factors. *Ann. Bot.* 19:281.
7. Boardman, N.K. 1966. Photochlorophyll. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
8. Bogorad, L. 1965. Studies of phycobiliproteins. In D.W. Krogmann and W.H. Powers, eds., *Biochemical Dimensions of Photosynthesis*. Detroit, Mich.: Wayne State University Press.
9. Bogorad, L. 1966. The biosynthesis of chlorphylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
10. Bogorad, L. 1967. Chloroplast structure and

development. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
11. Bogorad, L., F.V. Mercer, and R. Mullens. 1963. Photosynthetic mechanisms of green plants. *Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council Publ.* 1145:560.
12. Calvin, M. 1955. Function of carotenoids in photosynthesis. *Nature* 176:1211.
13. Calvin, M. 1959. From microstructure of macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:160.
14. Devlin, R.M., and A.V. Barker. 1971. *Photosynthesis*. New York: Van Nostrand Reinhold.
15. Duysens, L. 1956. Energy transformations in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:25.
16. Gantt, E., and S.F. Conti. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 26:365.
17. Gantt, E., and S.F. Conti. 1966. Granules associated with the chloroplast lamellae of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 29:423.
18. Gantt, E., and S.F. Conti. 1967. Phycobiliprotein localization in algae. In *Energy conversion by the photosynthetic apparatus. Brookhaven Symp. Biol.* 19:393.
19. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Control of chlorophyll production in rapidly greening bean leaves. *Plant Physiol.* 42:774.
20. Gassman, M., and L. Bogorad. 1967. Studies on the regeneration of protochlorophyllide after brief illumination of etiolated bean leaves. *Plant Physiol.* 42:781.
21. Gibson, K.D., W.G. Laver, and A. Neuberger. 1958. Initial stages in the biosynthesis of prophyrins. 2. The formation of δ-aminolevulinic acid from glycine and succinyl-coenzyme A by particles from chicken erythrocytes. *Biochem. J.* 70:71.
22. Giraud, G. 1966. In J.B. Thomas and J.C. Goedheer, eds., *Currents in Photosynthesis*. Rotterdam: Ad. Donker.
23. Glass, B. 1961. Summary. In W. McElroy and B. Glass, eds., *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
24. Goodwin, T. 1960. Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 5; Part 1, 394. Berlin: Springer.
25. Granick, S. 1954. Enzymatic conversion of δ-aminolevulinic acid to porphobilinogen. *Science* 120:1105.
26. Granick, S. 1961. Magnesium protoporphyrin monoester and protoporphyrin monomethyl ester in chlorophyll biosynthesis. *J. Biol. Chem.* 236:1168.
27. Granick, S. 1961. The pigments of the biosynthetic chain of chlorophyll and their interaction with light. *Proc. 6th Int. Biochem. Congr. Biochem. Moscow* 6:176.
28. Hadziyev, D., S.L. Mehta, and S. Zalik. 1968. Studies on the ribonucleic acid from wheat leaves and chloroplasts. *Plant Physiol.* 43:229.
29. Haxo, F., and L. Blinks. 1950. Photosynthetic action spectra of marine algae. *J. Gen Physiol.* 33:389.
30. Jacobson, A.B., H. Swift, and L. Bogorad. 1963. Cytochemical studies concerning the occurrence and distribution of RNA in plastids of *Zea mays*. *J. Cell Biol.* 17:557.
31. Kikuchi, G., A. Kumar, P. Talmadge, and D. Shemin. 1958. The enzymatic synthesis of δ-aminolevulinic acid. *J. Biol. Chem.* 233:1214.
32. Kirk, J.T.O., R.A.E. Tilney-Bassett. 1978. *The Plastids: Their Chemistry, Structure, Growth and Inheritance*. New York: Elsevier North-Holland.
33. Klein, S., and L. Bogorad. 1964. Fine structural changes in proplastids during photodestruction of pigments. *J. Cell Biol.* 22:443.
34. Koski, V.M., and J.H.C. Smith. 1951. Chlorophyll formation in a mutant white seedling-3. *Arch. Biochem. Biophys.* 34:189.
35. Krinsky, N.I. 1966. The role of carotenoid pigments as protective agents against photosensitized oxidation in chloroplasts. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*, vol. 1. New York: Academic Press.
36. Krinsky, N.I. 1968. The protective function

of carotenoid pigments. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology*. vol. 3. New York: Academic Press.
37. Lemberg, R. 1928. Die Chromoproteide der Rotalgen. I. Justus Liebigs. *Ann. Chem.* 461:46.
38. Loomis, W. 1960. Historical Introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5; Part 1, 85. Berlin: Springer.
39. Lundegårh, H. 1966. Action spectra and the role of carotenoids in photosynthesis. *Physiol. Plant.* 19:754.
40. Lyttleton, J.W. 1962. Isolation of ribosomes from spinach chloroplasts. *Exp. Cell Res.* 26:312.
41. Mackinney, G. 1935. Leaf carotenes. *J. Biol. Chem.* 111:75.
42. Mathis, P., and K. Sauer. 1973. Chlorophyll formation in greening bean leaves during the early stages. *Plant Physiol.* 51:115.
43. Mudrack, K. 1956. Über Grössen und Strukturänderungen der Chloroplasten in Rohrzucker und Elektrolytlosungen. *Protoplasma* (Wien) 47:461.
44. O'hEocha, C. 1962. Phycobilins. In R. Lewin, ed., *Physiology and Biochemistry of Algae*. New York: Academic Press.
45. Parenti, F., and M.M. Margulies. 1967. In vitro protein synthesis by plastids of *Phaseolus vulgaris*. I. Localization of activity in the chloroplasts of a chloroplast containing fraction from developing leaves. *Plant Physiol.* 42:1179.
46. Park, R.B. 1965. The chloroplast. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*. New York: Academic Press.
47. Possingham, J.V. 1980. Plastid replication and development in the life cycle of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:113.
48. Rebeiz, C.A., S. Larson, T.E. Weier, and P.A. Castelfranco. 1973. Chloroplast maintenance and partial differentiation *in vitro*. *Plant Physiol.* 51:651.
49. Ridley, S.M., and R.M. Leech. 1970. Division of chloroplasts in an artificial environment. *Nature* 227:463.
50. Sager, R. 1959. The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:101.
51. Schiff, J.A., and H.T. Epstein. 1965. The continuity of the chloroplast in *Euglena*. In M. Locke, ed., *Reproduction: Molecular, Subcellular, and Cellular*. New York: Academic Press.
52. Seely, G.R. 1966. Photochemistry of chlorophylls *in vitro*. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
53. Shlyk, A.A., V.L. Kaler, L.I. Vlasenok, and V.I. Gaponenko. 1963. The final stages of biosynthesis of chlorophylls a and b in the green leaf. *Photochem. Photobiol.* 2:129.
54. Sistrom, W.R., M. Griffiths, and R.Y. Stanier. 1956. The biology of a photosynthetic bacterium which lacks carotenoids. *J. Cell. Comp. Physiol.* 48:473.
55. Strain, H.H., and W.A. Svec. 1966. Extraction, separation, estimation, and isolation of the chlorophylls. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
56. Sudyina, E.G. 1963. Chlorophyllase reaction in the last stage of biosynthesis of chlorophyll. *Photochem. Photobiol.* 2:181.
57. Sundqvist, C. 1973. The relationship between chlorophyllide accumulation, the amount of protochlorophyllide-636 and protochlorophyllide-650 in dark grown wheat leaves treated with δ-aminolevulinic acid. *Physiol. Plant.* 28:464.
58. von Wettstein, D. 1959. The formation of plastids structures. In *The Photochemical Apparatus—Its Structure and Function. Brookhaven Symp. Biol.* 11:138.
59. von Wettstein, D. 1967. Chloroplast structure and genetics. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun—Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
60. Weir, T., and C. Stocking. 1952. The chloroplast: structure, inheritance and enzymology. *Bot. Rev.* 18:14.
61. Wolken, J. 1961. *Euglena: An Experimental Organism for Biochemical and Biophysical Stud-*

ies. New Brunswick, N.J.: Rutgers University Press.
62. Zeldin, M.H., and J.A. Schiff. 1967. RNA metabolism during light-induced chloroplast development in euglena. *Plant Physiol.* 42:922.
63. Zscheile, F., and C. Comar. 1951. Influence of preparative procedure on the purity of chlorophyll components as shown by absorption spectra. *Bot. Gaz.* 102:463.
64. Zscheile, F., J. White, B. Beadle, and J. Roach. 1942. The preparation and absorption spectra of five pure carotenoid pigments. *Plant Physiol.* 17:331.

Chapter 13

1. Allen, M., D. Arnon, J. Capindale, F. Whatley, and L. Durham. 1955. Photosynthesis by isolated chloroplasts. III. Evidence for complete photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 77:4149.
2. Arnon, D. 1951. Extracellular photosynthetic reactions. *Nature* 167:1008.
3. Arnon, D. 1967. Photosynthetic phosphorylation: facts and concepts. In T.W. Goodwin, ed., *Biochemistry of Chloroplasts*. New York: Academic Press.
4. Arnon, D., M. Allen, and F. Whatley. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. *Nature* 174:394.
5. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1954. Photosynthesis by isolated chloroplasts. II. Photosynthetic phosphorylation, the conversion of light into phosphate bond energy. *J. Am. Chem. Soc.* 76:6324.
6. Arnon, D., F. Whatley, and M. Allen. 1957. Triphosphopyridine nucleotide as a catalyst of photosynthetic phosphorylation. *Nature* 180:182.
7. Bachofen, R., and D.I. Arnon. 1966. Crystalline ferredoxin from the photosynthetic bacterium *Chromatium Biochim. Biophys. Acta* 120:259.
8. Barr, R., and F.L. Crane. 1967. Comparative studies on plastoquinones. III. Distribution of plastoquinones in higher plants. *Plant Physiol.* 42:1255.
9. Butler, W.L. 1966. Spectral characteristics of chlorophyll in green plants. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
10. Clayton, R.K. 1966. Physical processes involving chlorophylls *in vivo*. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls*. New York: Academic Press.
11. de Saussure, N.T. 1804. *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris: V. Nyon.
12. Einstein, A. 1905. Über einen die Erzeugung und Verwandlung des Lichtes betreffenden heuristischen Geischtspunkt. *Ann. Physik* 17:132.
13. Emerson, R. 1958. *The Quantum Yield of Photosynthesis*. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 9:1.
14. French, C.S. 1960. The chlorophylls *in vivo* and *in vitro*. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:252. Berlin: Springer.
15. Govindjee, R.G., and E. Rabinowitch. 1960. Two forms of chlorophyll a *in vivo* with two distinct photochemical functions. *Science* 132:355.
16. Hill, R. 1937. Oxygen evolved by isolated chloroplasts. *Nature* 139:881.
17. Homann, P.H. 1967. Studies on the manganese of the chloroplast. *Plant Physiol.* 42:997.
18. Horio, T., and A. San Pietro. 1964. Action spectrum for ferricyanide photoreduction and redox potential for chlorophyll 683. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 51:1226.
19. Jagendorf, A.T. 1975. Mechanism of photophosphorylation. In R.G. Govindjee, ed., *Bioenergetics of Photosynthesis*. New York: Academic Press.
20. Kok, B. 1961. Partial purification and determination of oxidation reduction potential of the photosynthetic chlorophyll complex absorbing at 700 mμ. *Biochim. Biophys. Acata* 48:527.
21. Kok, B. 1967. Photosynthesis—physical aspects. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.

22. Loomis, W. 1960. Historical introduction. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 5, part 1:85. Berlin: Springer.
23. Mitchell, P. 1961. Coupling of phosphorylation and hydrogen transfer by chemiosmotic type of mechanism. *Nature* (London) 191:144.
24. Mitchell, P. 1978. Protonmotive chemiosmotic mechanism in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends Biochem. Sci.* 3:N58.
25. Myers, J., and C.S. French. 1960. Relationship between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. *Plant Physiol.* 35:963.
26. San Pietro, A. 1967. Electron transport in chloroplasts. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.
27. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
28. Shin, M., and D.I. Arnon. 1965. Enzymic mechanisms of pyridine nucleotide reduction in chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 240:1405.
29. Shin, M., K. Tagawa, and D.I. Arnon. 1963. Crystallization of ferredoxin-TPN reductase and its role in the photosynthetic apparatus of chloroplasts. *Biochem. Z.* 338:84.
30. Szent-Gyorgyi, A. 1941. The study of energy levels in biochemistry. *Nature* 148:157.
31. Tagawa, K., and D.I. Arnon. 1962. Ferredoxin as electron carrier in photosynthesis and in the biological production and consumption of hydrogen gas. *Nature* 195:537.
32. Van Niel, C.B. 1941. The bacterial photosyntheses and their importance for the general problem of photosynthesis. *Adv. Enzymol.* 1:263.
33. Van Niel, C.B. 1962. The present status of the comparative study of photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:1.
34. Vernon, L.P. 1967. The photosynthetic apparatus in bacteria. In A. San Pietro, F.A. Greer, and T.J. Army, eds., *Harvesting the Sun: Photosynthesis in Plant Life*. New York: Academic Press.

Chapter 14

1. Baeyer, A. 1870. Über die Wasserentziehung und ihre Bedeutung für das Pflanzenleben und die Gährung. *Ber. Dtsch. Chem. Ges.* 3:63.
2. Barker, H. 1935. Photosynthesis in diatoms. *Arch. Mikrobiol.* 6:141.
3. Bassham, J., A. Benson, L. Kay, A. Harris, A. Wilson, and M. Calvin. 1954. The path of carbon in photosynthesis. XXI. The cyclic regeneration of carbon dioxide acceptor. *J. Am. Chem. Soc. 76:1760.*
4. Bassham, J., and M. Calvin. 1957. *The Path of Carbon in Photosynthesis*. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
5. Billings, W., and R. Morris. 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *Am. J. Bot.* 38:327.
6. Bormann, F. 1956. Ecological implications of changes in photosynthetic response of *Pinus taeda* seedling during ontogeny. *Ecology* 37:70.
7. Bowes, G., and W.L. Ogren. 1972. Oxygen inhibition and other properties of soybean ribulose-1,5-diphosphate carboxylase. *J. Biol. Chem.* 247:2171.
8. Bowes, G., W.L. Ogren, and R.H. Hageman. 1975. pH dependence of the K_m (CO_2) of ribulose-1-5-diphosphate carboxylase. *Plant Physiol.* 56:630.
9. Brown, H., and F. Escombe. 1902. The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. *Proc. Roy. Soc.* 70B:397.
10. Calvin, M. 1956. The photosynthetic carbon cycle. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1895.
11. Calvin, M. 1959. From microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus. In *The photochemical apparatus—its structure and function*. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:160.

12. Calvin, M., and A.A. Benson. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476.
13. Clayton, R.K. 1965. *Molecular Physics in Photosynthesis*. New York: Blaisdell Publishing.
14. Commoner, B. 1961. Electron spin resonance studies of photosynthetic systems. In W.D. McElroy and B. Glass, eds. *Light and Life*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
15. Gaffron, R. 1960. Energy storage. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
16. Gibbs, M., and O., Kandler. 1957. Asymmetric distribution of ^{14}C in sugars formed during photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 43:446.
17. Hatch, M.D., and C.R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* 101:103.
18. Hatch, M.D., C.R. Slack, and H.S. Johnson. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugarcane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.* 102:417.
19. Heinicke, A., and N. Childers. 1937. The daily rate of photosynthesis during the growing season of 1935, of a young apple tree of bearing age. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 201:3.
20. Hill, R., and C. Whittingham. 1953. The induction phase of photosynthesis in *Chlorella* determined by a spectroscopic method. *New Phytol.* 52:133.
21. Kandler, O., and M. Gibbs. 1956. A symmetric distribution of C^{14} in the glucose phosphates formed during photosynthesis. *Plant Physiol.* 31:411.
22. Kandler, O., and F. Schötz. 1956. Untersuchungen über die photoxydative Farbstofſzerstörung und Stoffwechselhemmung bei *Chlorella* Mutanten und panaschierten Oenotheren. *Z. Naturforsch.* 11b:708.
23. Kortschak, H.P., C.E. Hartt, and G.O. Burr. 1965. Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.* 40:209.
24. Kreusler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussenden Momente. *Land. Jahrb.* 14:913.
25. Kreusler, U. 1887. Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe (Assimilation und Athmung) der Pflanzen. II. Mittheilung. Abhängigkeit von Entwicklungszustand-Einfluss der Temperatur. *Land Jahrb.* 16:711.
26. Laetsch, W.M. 1974. The C-4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:27.
27. Loustalot, A. 1945. Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. *J. Agr. Research* 71:519.
28. McAlister, E., and J. Myers. 1940. The time course of photosynthesis and fluorescence observed simultaneously. *Smithsonian Inst. Misc. Collection* 99, No. 6.
29. Meyer, B., and D. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
30. Mitchell, J.W. 1936. Effect of atmospheric humidity on rate of carbon fixation of plants. *Bot. Gaz.* 98:87.
31. Noddack, W., and C. Kopp. 1940. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure durch die grünen Pflanzen. IV. Assimilation und Temperatur. *Z. Physik. Chem.* 187A:79.
32. Ochoa, S. 1946. Enzymatic mechanisms of carbon dioxide assimilation. In D. Green, ed., *Currents in Biochemical Research*. New York: Interscience Publishers.
33. Ochoa, S., A. Mehler, and A. Kornberg. 1948. Biosynthesis of dicarboxylic acids by carbon dioxide fixation. I. Isolation and properties of an enzyme from pigeon liver catalyzing the reversible oxidative decarboxylation of 1-malic acid. *J. Biol. Chem.* 174:979.
34. Ochoa, S., and W. Vishniac. 1952. Carboxylation reactions and photosynthesis. *Science* 115:297.
35. Ogren, W.L., and G. Bowes. 1971. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. *Nature New Biol.* 230:159.

36. Paechnatz, G. 1938. Zur Frage der Assimilation von Formaldehyd durch die grüne Pflanze. Z. *Bot.* 32:161.
37. Pantanelli, E. 1903. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 39:167.
38. Pokrowski, G. 1925. Über die Lichtabsorption von Blättern einiger Bäume. *Biochem.* Z. 165:420.
39. Rabinowitch, E. 1945. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. I. New York: Interscience Publishers.
40. Rabinowitch, E. 1951. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part 1. New York: Interscience Publishers.
41. Rabinowitch, E. 1956. *Photosynthesis and Related Processes*, vol. II, part 2. New York: Interscience Publishers.
42. Ruben, S., W. Hassid, and M. Kamen. 1939. Radioactive carbon in the study of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 61:661.
43. Ruben, S., and M. Kamen. 1940. Photosynthesis with radioactive carbon. IV. Molecular weight of the intermediate products and a tentative theory of photosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 62:3451.
44. Ruben, S., and M.D. Kamen. 1940. Radioactive carbon in the study of respiration in heterotrophic systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 26:418.
45. San Pietro, A., and H.M. Lang. 1958. Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. I. Partial purification and properties of the enzyme from spinach. *J. Biol. Chem.* 231:211.
46. Schneider, G., and N. Childers. 1941. Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16:565.
47. Seybold, A. 1932. Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. II. *Planta* 18:479.
48. Slack, C.R., and M.D. Hatch. 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103:660.
49. Stainer, R. 1959. Formation and function of photosynthetic pigment system in purple bacteria. *Brookhaven Symp. Biol.* 11:13.
50. Stiller, M. 1962. The path of carbon in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:151.
51. Talling, J. 1961. Photosynthesis under natural conditions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:133.
52. Thomas, M.D., and G.R. Hill. 1949. Photosynthesis under field conditions. In J. Franck and W.E. Loomis, eds., *Photosynthesis in Plants.* Ames: Iowa State College Press.
53. Ting, I., and W. Loomis. 1963. Diffusion through stomates. *Am. J. Bot.* 50:866.
54. Verduin, J., and W.E. Loomis. 1944. Absorption of carbon dioxide by maize. *Plant Physiol.* 19:278.
55. Vernon, L.P., and B. Ke. 1966. Photochemistry of chlorophyll in vivo. In L.P. Vernon and G.R. Seely, eds., *The Chlorophylls.* New York: Academic Press.
56. Warburg, O. 1958. Photosynthesis. *Science* 128:68.
57. Warburg, O., H. Klotzech, and G. Krippahl. 1957. Über das Verhalten einiger Aminosäuren in *Chlorella* bei Zusatz von markierter Kohlensäure. Z. *Naturf.* 126:481.
58. Wolken, J., and A. Mellon. 1957. Light and heat in the bleaching of chloroplasts in *Euglena. Biochim. Biophys. Acta* 25:267.
59. Yocum, C.F., and A. San Pietro. 1969. Ferredoxin reducing substance from spinach. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 36:614.

Chapter 15

1. Beer, M. 1959. Fine structure of phloem of *Cucurbita* as revealed by the electron microscope. *Proc. Int. Bot. Congr., 9th congr., Montreal, Canada* 2:26. Toronto: University of Toronto Press.

2. Biddulph, O., and R. Cory. 1957. An analysis of translocation in the phloem of the bean plant using THO, P^{32}, and C^{14}. *Plant Physiol.* 32:608.
3. Biddulph, O., and R. Cory. 1965. Translocation of C^{14} metabolites in the phloem of the bean plant. *Plant Physiol.* 40:119.
4. Biddulph, S.F. 1956. Visual indications of S^{35} and P^{32} translocation in the phloem. *Am. J. Bot.* 43:143.
5. Bieleski, R.L. 1966. Sites of accumulation in excised phloem and vascular tissues. *Plant Physiol.* 41:455.
6. Booth, A., J. Moorby, C.R. Davies, H. Jones, and P.F. Wareing. 1962. Effect of indolyl-3-acetic acid on the movements of nutrients within the plant. *Nature* 194:204.
7. Bouch, G.B., and J. Cronshaw. 1965. The fine structure of differentiating sieve tube elements. *J. Cell. Biol.* 25:79.
8. Buchanan, J. 1953. The path of carbon in photosynthesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 44:140.
9. Burley, J. 1961. Carbohydrate translocation in raspberry and soybean. *Plant Physiol.* 36:820.
10. Crafts, A.S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators, and chemical indicators in plants. *Bot. Rev.* 17:203.
11. Crafts, A.S. 1961. *Translocation in Plants.* New York: Holt, Rinehart and Winston.
12. Crafts, A.S., and C.E. Crisp. 1971. *Phloem Transport in Plants.* San Francisco: Freeman.
13. Currier, H.B., and C.Y. Shih. 1968. Sieve tubes and callose in *Elodea* leaves. *Am. J. Bot.* 55:145.
14. DeStigter, H.C.M. 1961. Translocation of C^{14} photosynthates in the graft muskmelon *Cucurbita ficifolia. Acta Bot. Neerlandica* 10:466.
15. Duloy, M., F.V. Mercer, and N. Rathgeber. 1961. Studies in translocation. II. Submicroscopic anatomy of the phloem. *Aust. J. Biol. Sci.* 14:506.
16. Esau, K. 1947. A study of some sieve-tube inclusions. *Am. J. Bot.* 34:224.
17. Esau, K. 1950. Development and structure of the phloem tissue. II. *Bot. Rev.* 16:67.
18. Esau, K. 1960. *Anatomy of Seed Plants.* New York: Wiley.
19. Esau, K. 1965. Parenchyma cells in the conducting system (the "pumps" and "sinks"). *Plant Physiol.* 40:xxvii.
20. Evert, R.F., and L. Murmanis. 1965. Ultra structure of the secondary phloem of *Tilia americana. Am. J. Bot.* 52:95.
21. Gage, R., and S. Aronoff. 1960. Radioautography of tritiated photosynthate arising from HTO. *Plant Physiol.* 35:65.
22. Gauch, H.G., and W.M. Dugger, Jr. 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28:457.
23. Geiger, D.R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. *Plant Physiol.* 41:1667.
24. Giaquinta, R.T., and D.R. Geiger. 1973. Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51:372.
25. Goren, R., and A.W. Galston. 1966. Control by phytochrome of C^{14}-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings. *Plant Physiol.* 41:1055.
26. Goren, R., and A.W. Galston. 1967. Phytochrome controlled C^{14}-sucrose uptake into etiolated pea buds; effects of gibberellic acid and other substances. *Plant Physiol.* 42:1087.
27. Hansen, P. 1967. C^{14}-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.* 20:382.
28. Harel, S., and L. Reinhold. 1966. The effect of 2,4-dinitrophenol on translocation in the phloem. *Physiol. Plant.* 19:634.
29. Hartt, C.E. 1965. The effect of temperature upon translocation of C^{14} in sugarcane. *Plant Physiol.* 40:74.
30. Hartt, C.E. 1966. Translocation in colored light. *Plant Physiol.* 41:369.
31. Hartt, C.E., H.P. Kortschak, A.J. Forbes, and G.O. Burr. 1963. Translocation of C^{14} in sugarcane. *Plant Physiol.* 38:305.
32. Hew, C.S., C.D. Nelson, and G. Krotkov.

1967. Hormonal control of translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in young soybean plants. *Am. J. Bot.* 54:252.
33. Hewitt, S.P., and O.F. Curtis. 1948. The effect of temperature on loss of dry matter and carbohydrate from leaves by respiration and translocation. *Am. J. Bot.* 35:746.
34. Holman, R., and W. Robbins. 1938. *Textbook of General Botany for Colleges and Universities.* New York: Wiley.
35. Joy, K.W. 1964. Translocation in sugar beet. I. Assimilation of $C^{14}O_2$ and distribution of materials from leaves. *J. Exp. Bot.* 15:485.
36. Kriedemann, P., and H. Beevers. 1967. Sugar uptake and translocation in the castor bean seedling. I. Characteristics of transfer in intact and excised seedlings. *Plant Physiol.* 42:161.
37. Kursanov, A.L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. In R.D. Preston, ed., *Advances in Botanical Research.* New York: Academic Press.
38. Kursanov, A.L., and M.I. Brovchenko. 1959. *Fiziol. Rastenii.* 8:270.
39. Kursanov, A.L., M.V. Turkina, and I.M. Dubinina. 1953. Die Anwendung der Isopenmethode bei der Erforschung des Zukertransportes in der Pflanze. *C.R. Acad. Sci.* (USSR) 68:1113.
40. McNairn, R.B. 1972. Phloem translocation and heat-induced callose formation in field-grown *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiol.* 50:366.
41. McNairn, R.B., and H.B. Currier. 1968. Translocation blockage by sieve plate callose. *Planta* 82:369.
42. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and the effects of ringing. *Ann. Bot.* 42:189.
43. Mason, T.G., and E.J. Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Ann Bot.* 42:571.
44. Mason, T.G., and E. Phillis. 1937. The migration of solutes. *Bot. Rev.* 3:47.
45. Mittler, T.E. 1953. Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. *Nature* 172:207.
46. Mittler, T.E. 1958. Studies of the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphidae.) II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *Plant Physiol.* 35:74.
47. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism In *Proc. Int. Bot. Congr., 9th cong., Montreal, Canada* 2:996. Toronto: University of Toronto Press.
48. Münch, E. 1930. Die *Stoffbewegungen in der Pflanze.* Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
49. Nelson, C.D. 1963. Effect of climate on the distribution and translocation of assimilates. In L.T. Evans, *Environmental Control of Plant Growth.* New York: Academic Press.
50. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1957. Uptake and translocation of C^{14} labeled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings. *Can. J. Bot.* 35:339.
51. Nelson, C.D., and P.R. Gorham. 1959. Translocation of C^{14}-labeled amino acids and amides in the stems of young soybean plants. *Can. J. Bot.* 37:431.
52. Peel, A.J. 1967. Demonstration of solute movement from the extracambial tissues into the xylem stream in willow. *J. Exp. Bot.* 18:600.
53. Pristupa, N.A., and A.L. Kursanov. 1957. Descending flow of assimilates and its relation to the absorbing activity of roots. *Plant Physiol.* (USSR), *Friziol. Rast.* 4:395.
54. Roeckl, B. 1949. Nachweis eines Konzentrationshubs zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. *Planta* 36:530.
55. Seth, A.K., and P.F. Wareing. 1967. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. *J. Exp. Bot.* 18:65.
56. Shih, C.Y., and H.B. Currier. 1969. Fine structure of phloem cells in relation to

translocation in the cotton seedling. *Am. J. Bot.* 56:464.
57. Shindy, W.W., W.M. Kliewer, and R.J. Weaver. 1973. Benzyladenine-induced movement of ^{14}C-labeled photosynthate into roots of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 51:345.
58. Shiroya, M., C.D. Nelson, and G. Krotkov. 1961. Translocation of C^{14} in tobacco at different stages of development following assimilation of $C^{14}O_2$ by a single leaf. *Can. J. Bot.* 39:855.
59. Sij, J.W., and C.A. Swanson. 1973. Effect of petiole anoxia on phloem transport in squash. *Plant Physiol.* 51:368.
60. Swanson, C.A. 1959. Translocation of organic solutes. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology*. New York: Academic Press.
61. Swanson, C.A., and R.H. Böhning. 1951. The effect of petiole temperature on the translocation of carbohydrates from bean leaves. *Plant Physiol.* 26:557.
62. Swanson, C.A., and E.D.H. El-Shishiny. 1958. Translocation of sugars in grapes. *Plant Physiol.* 33:33.
63. Swanson, C.A., and D.R. Geiger. 1967. Time course of low temperature inhibition of sucrose translocation in sugar beets. *Plant Physiol.* 42:751.
64. Ullrich, W. 1961. Zur Sauerstoffabhängigkeit des Transportes in den Siebröhren. *Planta* 57:402.
65. Vernon, L.P., and S. Aronoff. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 36:383.
66. Weatherley, P.E., A.J. Peel, and G.P. Hill. 1959. The physiology of the sieve tube. Preliminary experiments using aphid mouth parts. *J. Exp. Bot.* 10:1.
67. Webb, J.A., and P.R. Gorham. 1964. Translocation of photosynthetically assimilated C^{14} in straight-necked squash. *Plant Physiol.* 39:663.
68. Willenbrink, J. 1957. Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungenzyme. *Planta* 48:269.
69. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. *Plant Physiol.* 32:288.
70. Zimmermann, M.H. 1957. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the phloem of white ash. *Plant Physiol.* 32:399.
71. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in the phloem of trees. In K.V. Thimann, ed., *The Physiology of Forest Trees*. New York: Ronald Press.
72. Zimmermann, M.H. 1958. Translocation of organic substances in trees. III. The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 33:213.
73. Zimmermann, M.H. 1960. Transport in the phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:167.

Chapter 16

1. Audus, L.J. 1936. Mechanical stimulation and respiration rate in cherry laurel. *New Phytol.* 34:557.
2. Audus, L.J. 1939. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. II. Investigation on a number of angiospermic species. *New Phytol.* 38:284.
3. Audus, L.J. 1940. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. III. The effect of stimulation on the rate of fermentation. *New Phytol.* 39:65.
4. Audus, L.J. 1941. Mechanical stimulation and respiration in the green leaf. Parts IV and V. *New Phytol.* 40:86.
5. Bendall, D.S., and W.D. Bonner, Jr. 1971. Cyanide-insensitive respiration in plant mitochondria. *Plant Physiol.* 47:236.
6. Breidenbach, R.W., A. Kahn, and H. Beevers. 1968. Characterization of glyoxysomes from castor bean endosperm. *Plant Physiol.* 43:705.
7. Fernandes, D.S. 1923. Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 20:107.
8. Frenkel, C. 1972. Involvement of perox-

idase and indole-3-acetic acid oxidase isoenzymes from pear, tomato and blueberry fruit in ripening. *Plant Physiol.* 49:757.
9. Goodwin, T.W., and E.I. Mercer. 1972. *Introduction to Plant Biochemistry*. New York: Pergamon Press.
10. Gunsalus, I.C. 1954. Group transfer and acyl-generating functions of lipoic acid derivatives. In W.D. McElroy and B. Glass, eds., *Mechanism of Enzyme Action*. Baltimore, Md.: Johns Hopkins University Press.
11. Heath, O.V.S. 1950. Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. *J. Exp. Bot.* 1:29.
12. Henry, M.F., and E.J. Nyns. 1975. Cyanide-insensitive respiration. An alternative mitochondrial pathway. *Sub-Cell Biochem.* 4:1.
13. Hopkins, E.F. 1927. Variation in sugar content in potato tubers caused by wounding and its possible relation to respiration. *Bot. Gaz.* 84:75.
14. James, W.O. 1953. *Plant Respiration*. Oxford: Clarendon Press.
15. Kidd, F. 1915. The controlling influence of carbon dioxide. III. The retarding effect of carbon dioxide on respiration. *Proc. Roy. Soc.* (London) B89:136.
16. Kornberg, H.L., and H.A. Krebs. 1957. Synthesis of cell constituents from C_2-units by a modified tricarboxylic acid cycle. *Nature* 179:988.
17. Lundegårdh, H., and H. Burström. 1933. Untersuchungen über die Salaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. *Biochem.* Z. 261:235.
18. Mitchell, P. 1966. Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Biol. Rev.* 41:445.
19. Rich, P.R., and A.L. Moore. 1976. The involvement of the ubiquinone cycle in the respiratory chain of higher plants and its relation to the branchpoint of the alternative pathway. *FEBS Lett.* 65:339.
20. Solomos, T. 1977. Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:279.
21. Stiles, W. 1960. The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide, and oxygen tensions). In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 12:114. Berlin: Springer.
22. Stiles, W., and W. Leach. 1960. *Respiration in Plants*. New York: Wiley.
23. Taylor, D.L. 1942. Influence of oxygen tension on respiration, fermentation, and growth in wheat and rice. *Am. J. Bot.* 29:721.
24. Yemm, E.W. 1935. The respiration of barley plants. II. Carbohydrate concentration and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. Roy. Soc.* (London) B117:504.
25. Yemm, E.W. 1937. The respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc.* (London) B123:243.

Chapter 17

1. Audus, L.J. 1959. *Plant Growth Substances*. New York: Interscience Publishers.
2. Bayliss, W.M., and E.H. Starling. 1902. The mechanism of pancreatic secretion. *J. Physiol.* 28:325.
3. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
4. Beyer, A. 1928. Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Z. Bot.* 20:321.
5. Bonner, D.M., A.J. Haagen-Smit, and F.W. Went. 1939. Leaf growth hormones. I: A bioassay and source for leaf growth factors. *Bot. Gaz.* 101:128.
6. Bonner, J. 1932. The production of growth substances by *Rhizopus suinus*. *Biol. Zbl.* 52:565.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
8. Boysen-Jensen, P. 1910. Über die Leitung des phototripischen Reizes in Avenakeimpflanzen. *Ber. D. Bot. Ges.* 28:118.

9. Briggs, W.R., G. Morel, T.A. Steeves, I.M. Sussex, and R.H. Wetmore. 1955. Enzymatic auxin inactivation by extracts of the fern, *Osmunda cinnamomea* L. *Plant Physiol.* 30:143.
10. Burkholder, P.A., and E.S. Johnston. 1937. Inactivation of plant growth substance by light. *Smithsonian Inst. Misc. Collections* 95:20.
11. Darwin, C. 1881. *The Power of Movement in Plants.* New York: D. Appleton.
12. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba.* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
13. Dolk, H.E. 1930. Geotropic en groeistof. Dissertation, Utrecht; English transl. by F. Dolk-Hoek and K.V. Thimann, 1936. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 33:509.
14. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergk. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
15. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussing der Orchideenblüten durch die Bestäubung and durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
16. Funke, H., and H. Söding. 1948. Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. *Planta* 36:341.
17. Galston, A.W., J. Bonner, and R.S. Baker. 1953. Flavoprotein and peroxidase as components of the indoleacetic acid oxidase system of peas. *Arch. Biochem Biophys.* 49:456.
18. Galston, A.W., and L.Y. Dalberg. 1954. The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. *Am. J. Bot.* 41:373.
19. Galston, A.W., and W.S. Hillman. 1961. The degradation of auxin. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:647. Berlin: Springer.
20. Goldsmith, M:H. 1966. Movement of indoleacetic acid in coleoptiles of *Avena sativa* L. II. Suspension of polarity by total inhibition of the basipetal transport. *Plant Physiol.* 41:15.
21. Goldsmith, M.H.M. 1967. Movement of pulses of labeled auxin in corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 42:258.
22. Gordon, S.A. 1956. The biogenesis of natural auxins. In R.L. Wain and F. Wightman, eds. *The Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances.* London: Butterworth.
23. Gordon, S.A., and F.S. Nieva. 1949. The biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I and II. *Arch. Biochem. Biophys.* 20:356.
24. Gregory, F.G., and C.R. Hancock. 1955. The rate of transport of natural auxin in woody shoots. *Ann. Bot.* N.S. 19:451.
25. Gustafson, F.G. 1941. Extraction of growth hormones from plants. *Am. J. Bot.* 28:947.
26. Haagen-Smit, A.J., W.B. Dandliker, S.H. Wittmer, and A.E. Murneek. 1946. Isolation of Indoleacetic acid from Immature Corn Kernels. *Am. J. Bot.* 33:118.
27. Haagen-Smit, A.J., and F.W. Went. 1935. A physiological analysis of the growth substance. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 38:852.
28. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
29. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extension growth of *Avena* coleoptiles in different CO_2 concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
30. Irvine, V.C. 1938. Studies in growth-promoting substances as related to x-radiation and photoperiodism. *Univ. Colo. Studies* 26:69.
31. Jacobs, W.P. 1961. The polar movement of auxin in the shoots of higher plants: its occurrence and physiological significance. In *Plant Growth Regulation.* Intern. Conf. Plant Growth Reg. 4th. Ames: Iowa State University Press.
32. Kögl, F., H. Erxleben, and A. Haagen-Smit. 1934. Über die Isolirung der Auxine "a" und "b" aus pflanzlichen Materialen. IX. Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 225:215.
33. Kögl, F., and A. Haagen-Smith. 1931. Über die Chemie des Wuchsstoffs. *Proc. Kon.*

Akad. Nederl. Wetensch. (Amsterdam) 34:1411.
34. Kögl, F., A. Haagen-Smit, and H. Erxleben. 1934. Über ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Harn. XI Mitteilung. *Z. Physiol. Chem.* 228:90.
35. Kögl, F., and D.G.F.R. Kostermans. 1934. Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen. XIII. *Z. Physiol. Chem.* 228:113.
36. Lantican, B.P., and R.M. Muir. 1967. Isolation and properties of the enzyme system forming indoleacetic acid. *Plant Physiol.* 42:1158.
37. Leopold, A.C. 1955. *Auxins and Plant Growth.* Los Angeles: University of California Press.
38. Leopold, A.C., and O.F. Hall. 1966. Mathematical model of polar auxin transport. *Plant Physiol.* 41:1476.
39. Loo, S. 1945. Cultivation of excised stem tips of asparagus *in vitro. Am. J. Bot.* 32:13.
40. Lund, E.J. 1947. *Bioelectric Fields and Growth.* Austin: University of Texas Press.
41. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones.* New York: Springer-Verlag.
42. Moore, T.C., and C.A. Shaner. 1967. Biosynthesis of indoleacetic acid from tryptophan-C^{14} in cell-free extracts of pea shoot tips. *Plant Physiol.* 42:1787.
43. Niedergang-Kamien, E., and A.C. Leopold. 1957. Inhibitors of polar auxin transport. *Physiol. Plant.* 10:29.
44. Paàl, A. 1919. Über phototropische Reizleitung. *Jahrb. Wiss. Bot.* 58:406.
45. Phelps, R.H., and L. Sequeira. 1967. Synthesis of indoleacetic acid via tryptamine by a cell-free system from tobacco terminal buds. *Plant Physiol.* 42:1161.
46. Pilet, P.E. 1965. Action of gibberellic acid on auxin transport. *Nature* 208:1344.
47. Pilet, P.E. 1965. Polar transport of radioactivity from C^{14}-labelled-β-indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris. Physiol. Plant.* 18:687.
48. Popp, H.W., and H.R.C. McIlvaine. 1937. Growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. *J. Agr. Res.* 55:931.
49. Rajagopal, R. 1967. Metabolism of indole-3-acetaldehyde. I. Distribution of indoleacetic acid and tryptophol forming activities in plants. *Physiol. Plant.* 20:982.
50. Sachs, J. 1882. Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. Bot. Inst. Wurzburg* 3:452.
51. Schrank, A.R. 1951. Electrical polarity and auxins. In F. Skoog, ed., *Plant Growth Substances.* Madison: University of Wisconsin Press.
52. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
53. Sherwin, J.E. 1970. A tryptophan decarboxylase from cucumber seedlings. *Plant and Cell Physiol.* 11:865.
54. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
55. Skoog, F. 1934. The effect of x-rays on growth substance and plant growth. *Science* 79:256.
56. Skoog, F. 1935. Effect of x-irradiation on auxin and plant growth. *J. Cell Comp. Physiol.* 7:227.
57. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1940. Enzymatic liberation of auxin from plant tissues. *Science* 92:64.
58. Tang, Y.W., and J. Bonner. 1947. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:11.
59. Thimann, K.V. 1934. Studies on the growth hormone of plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. Gen. Physiol.* 18:23.
60. Thimann, K.V. 1935. In the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus. J. Biol. Chem.* 109:279.
61. Thimann, K.V., and F. Skoog. 1934. Inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba. Proc. Roy Soc.* (London) B114:317.
62. Truelsen, T.A. 1973. Indole-3-pyruvic acid as an intermediate in the conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid. II. Distribution of tryptophan transaminase activity in plants. *Physiol. Plant.* 28:67.

63. Tukey, H.B., F.W. Went, R.M. Muir, and J. van Overbeek. 1954. Nomenclature of chemical plant regulators. *Plant Physiol.* 29:307.
64. van Overbeek, J., E.S. deVasquez, and S.A. Gordon. 1947. Free and bound auxin in the vegetative pineapple plant. *Am. J. Bot.* 34:266.
65. Went, F.W. 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.* (Amsterdam) 35:723.
66. Went, F.W. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 25:1.
67. Went, F.W. 1934. On the pea test method for auxin, the plant growth hormone. *K. Akad. Wetenschap. Amsterdam Proc. Sect. Sci.* 37:547.
68. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
69. Wildman, S.G., M.G. Ferri, and J. Bonner. 1947. The enzymatic conversion of tryptophan to auxin by spinach leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 13:131.
70. Wildman, S.G., and R.M. Muir. 1949. Observation on the mechanism of auxin formation in plant tissues. *Plant Physiol.* 24:84.
71. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of indole acetic acid oxidase from cultures of crown-gall. *Exp. J. Bot.* 12:188.
72. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock. 1942. Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 12:321.
73. Zimmerman, P.W., and A.E. Hitchcock, and F. Wilcoxon. 1936. Several esters as plant hormones. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 8:105.

Chapter 18

1. Ables, F.B. 1967. Mechanism of action of abscission accelerators. *Physiol. Plant.* 20:442.
2. Addicott, F.T., and R.S. Lynch. 1951. Acceleration and retardation of abscission by indole-acetic acid. *Science* 114:688.
3. Addicott, F.T., and R.S. Lynch. 1955. Physiology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:211.
4. Audus, L.J. 1972. *Plant Growth Substances*, vol. 1. *Chemistry and Physiology*. London: Leonard Hill Books.
5. Beck, W.A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. *Plant Physiol.* 16:637.
6. Beyer, E.M. 1973. Abscission: support for a role of ethylene modification of auxin transport. *Physiol. Plant.* 52:1.
7. Bonner, J. 1933. The action of the plant growth hormone. *J. Gen. Physiol.* 17:63.
8. Bonner, J. 1934. The relation of hydrogen ions to the growth rate of the *Avena* coleoptile. *Protoplasma* 21:406.
9. Briggs, W.R. 1964. *Phototropism in higher plants*. In A.C. Giese, ed., *Photophysiology I.* New York: Academic Press.
10. Champagnat, P. 1955. Les corrélations entre feuilles et bourgeons de la pousse herbacée du lilas. *Rev. Gen. Bot.* 62:325.
11. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1963. Auxin structure and abscission activity. *Plant Physiol.* 38:268.
12. Chatterjee, S.K. and A.C. Leopold. 1965. Changes in abscission processes with aging. *Plant Physiol.* 40:96.
13. Cholodny, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. Wiss. Bot.* 65:447.
14. Cholodny, N. 1931. Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* 14:207.
15. Cleland, R.E., and H. Burström. 1961. Theories of the auxin action on cellular elongation. *A summary*. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedias of Plant Physiology* 14:807. Berlin: Springer.
16. Coartney, J.S., D.J. Morré, and J.L. Key. 1967. Inhibition of RNA synthesis and auxin-induced cell wall extensibility and growth by actinomycin D. *Plant Physiol.* 42:434.
17. De Hertogh, A.A., D.C. McCune, J. Brown, and D. Antoine. 1965. The effect of antago-

nists of RNA and protein biosynthesis on IAA and 2,4-D induced growth of green pea stem sections. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 23:23.

18. Devlin, R.M. 1964. Effects of parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission of debladed petioles of *Phaseolus vulgaris. N. Dakota Acad. Sci. Proc.* 18:75.
19. Devlin, R.M., and M.A. Hayat. 1966. Effects of indole-3-acetic acid and parachlorophenoxyisobutyric acid on abscission in petioles of debladed leaves of *Phaseolus vulgaris. Am. J. Bot.* 53:115.
20. Devlin, R.M., and W.T. Jackson. 1961. Effect of p-chlorophenoxyisobutyric acid on rate of elongation of root hairs of *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 14:40.
21. DuBuy, H.G., and E. Neurenbergh. 1934. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II. *Ergeb. Biol.* 10:207.
22. Evans, M.L., and P.M. Ray. 1969. Timing of the auxin response in coleoptiles and its implications regarding auxin action. *J. Gen. Physiol.* 53:1.
23. Fan, D.F., and G.A. Maclachlan. 1967. Massive synthesis of ribonucleic acid and cellulose in the pea epicotyl in response to indoleacetic acid, with and without concurrent cell division. *Plant Physiol.* 42:1114.
24. Fitting, H. 1909. Die Beeinflussing der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Z. Bot.* 1:1.
25. French, R.C., and H. Beevers. 1953. Respiratory and growth responses induced by growth regulators and allied compounds. *Am. J. Bot.* 40:660.
26. Galston, A.W. 1949. Indoleacetic-nicotinic acid interactions in the etiolated pea plant. *Plant Physiol.* 24:557.
27. Gordon, C.J. 1961. Morphogenetic effects of synthetic auxins. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:807. Berlin: Springer.
28. Gregory, F.G., and J.A. Veale. 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:1.
29. Gustafson, F.G. 1936. Inducement of fruit development by growth-promoting chemicals. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:628.
30. Gustafson, F.G. 1939. The cause of natural parthenocarpy. *Am. J. Bot.* 26:135.
31. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
32. Hardin, J.W., J.H. Cherry, D.J. Morré, and C.A. Lembi. 1972. Enhancement of RNA polymerase activity by a factor released by auxin from plasma membrane. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.* 69:3146.
33. Harrison, A. 1965. Auxanometer experiments on extention growth of *Avena* coleoptiles in different CO_2 concentrations. *Physiol. Plant.* 18:321.
34. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA–small molecule interactions. *Perspect. Biol. Med.* 21:120.
35. Iversen, T., and P. Larsen. 1973. Movement of amyloplasts in the statocytes of geotropically stimulated roots. The pre-inversion effect. *Physiol. Plant.* 28:172.
36. Jackson, W.T. 1960. Effect of indoleacetic acid on rate of elongation of root hairs on *Agrostis alba* L. *Physiol. Plant.* 13:36.
37. Juniper, B.E., and A. French. 1970. The fine structure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize. *Planta* 95:314.
38. Juniper, B.E., S. Groves, B. Landau-Schachar and L.J. Audus. 1966. Root cap and the perception of gravity. *Nature* 209:93.
39. Key, J.L., and J.C. Shannon. 1964. Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue. *Plant Physiol.* 39:360.
40. Laibach, F. 1933. Wuchsstoffversuche mit lebenden Orchideen pollinien. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 51:336.
41. Larsen, P. 1961. The physical phase of gravitational stimulation. In *Recent Advances in Botany*. Toronto: University of Toronto Press.
42. Larsen, P. 1965. Geotropic responses in roots as influenced by their orientation be-

fore and after stimulation. *Physiol. Plant.* 18:747.
43. Larsen, P. 1969. The optimum angle of geotropic stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiol. Plant.* 22:469.
44. LaRue, C.D. 1936. The effect of auxin on the abscission of petioles. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 22:254.
45. Lund, H.A. 1956. Growth hormones in the styles and ovaries of tobacco responsible for fruit development. *Am. J. Bot.* 43:562.
46. Massart, J. 1902. Sur la pollination sans fécondation. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 1:89.
47. Masuda, Y., E. Tanimoto, and S. Wada. 1967. Auxin-stimulated RNA synthesis in oat coleoptile cells. *Physiol. Plant.* 20:713.
48. Muir, R.M. 1942. Growth hormones as related to the setting and development of fruit in *Nicotiana tabacum*. *Am. J. Bot.* 29:716.
49. Muir, R.M. 1947. The relationship of growth hormones and fruit development. *Proc. Natl. Acad. Sci, U.S.* 33:303.
50. Naqvi, S.M., R.R. Dedolph, and S.A. Gordon. 1965. Auxin transport and geoelectric potential in corn coleoptile sections. *Plant Physiol.* 40:966.
51. Nooden, L. 1968. Studies on the role of RNA synthesis in auxin induction of cell enlargement. *Plant Physiol.* 43:140.
52. Rosetter, F.N., and W.P. Jacobs. 1953. Studies on abscission—the stimulating role of nearby leaves. *Am. J. Bot.* 40:276.
53. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1970. Enhancement of wall loosening and elongation by acid solutions. *Plant Physiol.* 46:250.
54. Rayle, D.L., and R. Cleland. 1977. Control of plant cell enlargement by hydrogen ions. In A.A. Moscona and A. Morroy, eds., *Current Topics Developmental Biology*, vol. II. *Pattern Development*. New York: Academic Press.
55. Rubinstein, B., and A.C. Leopold. 1963. Analysis of the auxin control of bean leaf abscission. *Plant Physiol.* 38:262.
56. Sacher, J.A. 1967. Senescence: action of auxin and kinetin in control of RNA and protein synthesis in subcellular fractions of bean endocarp. *Plant Physiol.* 42:1334.
57. Sacher, J.A. 1967. Control of synthesis of RNA and protein in subcellular fractions of *Rhoeo discolor* leaf sections by auxin and kinetin during senescence. *Exp. Geront.* 2:261.
58. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
59. Scott, F.M., M.R. Schroeder, and F.M. Turrell. 1948. Development of abscission in the leaf of Valencia orange. *Bot. Gaz.* 109:381.
60. Shimoda, C., Y. Masuda, and N. Yanagishima. 1967. Nucleic acid metabolism involved in auxin-induced elongation of yeast cells. *Physiol. Plant.* 20:299.
61. Shoji, K., F.T. Addicott, and W.A. Swets. 1951. Auxin in relation to leaf blade abscission. *Plant Physiol.* 26:189.
62. Skoog, F., and K.V. Thimann. 1934. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 20:480.
63. Sonneborn, T.M. 1964. The differentiation of cells. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 51:915.
64. Thimann, K.V. 1937. On the nature of inhibitions caused by auxin. *Am. J. Bot.* 24:407.
65. Thimann, K.V. 1956. Studies on the growth and inhibition of isolated plant parts. V. The effects of cobalt and other metals. *Am. J. Bot.* 43:241.
66. Went, F.W., and K.V. Thimann. 1937. *Phytohormones*. New York: Macmillan.
67. Wilkins, M.B., and S. Shaw. 1967. Geotropic response of coleoptiles under anaerobic conditions. *Plant Physiol.* 42:1111.
68. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
69. Yasuda, S. 1934. The second report on the behaviour of the pollen tubes in the production of seedless fruits caused by interspecific pollination. *Jap. J. Genet.* 9:118.
70. Zimmerman, B.K., and W.R. Briggs. 1963.

Phototropic dosage-response curves for oat coleoptiles. *Plant Physiol.* 38:248.

71. Zimmerman, P.W., and F. Wilcoxon. 1935. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 7:209.

Chapter 19

1. Audus, L.J. 1959. *Plant Growth Substances*. New York: Interscience Publishers.
2. Bennett, P.A., and M.J. Chrispeels. 1972. De novo synthesis of ribonuclease and β-1,3-glucanase by aleurone cells of barley. *Plant Physiol.* 49:445.
3. Birch, A.J., R.W. Richards, and H. Smith. 1958. The biosynthesis of gibberellic acid. *Proc. Chem. Soc.* 192.
4. Brian, P.W., and H.G. Hemming. 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plant.* 8:669.
5. Brian, P.W., G.W. Elson, H.G. Hemming, and M. Radley. 1954. The plant growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*. *J. Sci. Food Agr.* 5:602.
6. Briggs, D.E. 1964. Origin and distribution of α-amylase in malt. *J. Inst. Brewing* 70:14.
7. Brown, G.N., and C.Y. Sun. 1973. Effects of abscisic acid on senescence, permeability and ribosomal patterns in mimosa hypocotyl callus tissue. *Physiol. Plant.* 28:412.
8. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1966. Inhibition of gibberellic acid–induced formation of α-amylase by abscisin II. *Nature* 212:1066.
9. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Gibberellic acid–enhanced synthesis and release of α-amylase and ribonuclease by isolated barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 42:398.
10. Chrispeels, M.J., and J.E. Varner. 1967. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic acid and abscisin in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1008.
11. Cleland, R., and N. McCombs. 1964. Gibberellic acid: action in barley endosperm does not require endogenous auxin. *Science* 150:497.
12. Crane, J.C., P.E. Primer, and R.C. Campbell. 1960. Gibberellin–induced parthenocarpy in *Prunus*. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 75:129.
13. Davison, R.M. 1960. Fruit-setting of apples using gibberellic acid. *Nature* 188:681.
14. Dennis, D.T., C.D. Upper, and C.A. West. 1965. An enzymic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO-1618 and other plant growth retardants. *Plant Physiol.* 40:948.
15. Dennis, D.T., and C.A. West. 1967. Biosynthesis of gibberellins. III. The conversion of (-)-kaurene to (-)-kauren-19-oic acid in endosperm of *Echinocystis macrocarpa* Greene. *J. Biol. Chem.* 242:3293.
16. Devlin, R.M., and I.E. Demoranville. 1967. Influence of gibberellic acid and gibrel on fruit set and yield in *Vaccinium macrocarpan* cv. Early Black. *Physiol. Plant.* 20:587.
17. Evins, W.H., and J.E. Varner. 1972. Hormonal control of polyribosome formation in barley aleurone layers. *Plant Physiol.* 49:348.
18. Fosket, D.E., and K.C. Short. 1973. The role of cytokinin in the regulation of growth, DNA synthesis and cell proliferation in cultured soybean tissue (*Glycine max* var. Biloxi). *Physiol. Plant* 28:14.
19. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
20. Galston, A.W., and D.C. McCune. 1961. An analysis of gibberellin-auxin interaction and its possible metabolic basis. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames. Iowa State University Press.
21. Galston, A.W., and W.K. Purves. 1960. The mechanism of action of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol* 11:239.
22. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
23. Harder, R., and R. Bunsow. 1956. Einfluss des Gibberellins auf die Blütenbildung bei

Kalanchoë blossfeldiana. *Naturwissenschaften* 43:544.
24. Hedden, P., J. MacMillan, and B.O. Phinney. 1978. The metabolism of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:149.
25. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA–small molecule interactions. *Perspec. Biol. Med.* 21:120.
26. Hillman, W.S., and W.H. Purves. 1961. Does gibberellin act through an auxin-mediated mechanism? In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
27. Hyde, B.B., and L.G. Paleg. 1963. Ultrastructural changes in cells of isolated barley aleurone incubated with and without gibberellic acid. *Am. J. Bot.* 50:615.
28. Jacobson, J.V. 1977. Regulation of ribonucleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
29. Jacobsen, J.V., and J.E. Varner. 1967. Gibberellic acid–induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42:1596.
30. Kato, J. 1953. Studies on the physiological effect of gibberellin. I. On the differential activity between gibberellin and auxin. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto* B 29:189.
31. Kato, J. 1958. Studies on the physiological effect of gibberellin. II. On the interaction of gibberellin with auxins and growth inhibitors. *Physiol. Plant.* 11:10.
32. Kato, J. 1961. Physiological action of gibberellin with special reference to auxin. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
33. Kende, H., and A. Lang. 1964. Gibberellin and light inhibition of stem growth in peas. *Plant Physiol.* 39:435.
34. Kende, H., H. Nunnemann, and A. Lang. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis by AMO-1618 and CCC in *Fusarium moniliforme*. *Naturwissenschaften* 50:559.
35. Kessler, B. 1973. Hormonal and environmental modulation of gene expression in plant development. In J.K. Pollack and J.W. Lee, eds., *The Biochemistry of Gene Expression in Higher Organisms*. Sydney: Australia and New Zealand Book Company.
36. Kessler, B., and I. Snir. 1969. Interaction *in vitro* between gibberellin and DNA. *Biochim. Biophys. Acta.* 195:207.
37. Kohler, D., and A. Lang. 1963. Evidence for substances in higher plants interfering with response of dwarf peas to gibberellin. *Plant Physiol.* 38:555.
38. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The relationship of gibberellin and auxin in plant growth. *Plant Cell Physiol.* 5:61.
39. Kuraishi, S., and R.M. Muir. 1964. The mechanism of gibberellic action in the dwarf pea. *Plant Cell Physiol.* 5:259.
40. Kurosawa, E. 1926. Experimental studies on the secretion of *Fusarium heterosporum* on rice plants. *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 16:213.
41. Lang, A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.* 43:709.
42. Lang, A. 1970. Gibberellins: structure and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:537.
43. Lang, A., and E. Reinhard. 1961. Gibberellins and flower formation. *Adv. Chem.* 28:71.
44. Lockhart, J.A. 1961. The hormonal mechanism of growth inhibition by visible radiation. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
45. Lockhart, J.A. 1962. Kinetic studies of certain anti-gibberellins. *Plant Physiol.* 37:759.
46. Lockhart, J.A. 1964. Physiological studies on light-sensitive stem growth. *Planta* 62:97.
47. Luckwill, L.C. 1959. Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In D. Rudnick, ed., *Cell, Organism and Milieu, 17th Growth Symposium*. New York: Ronald Press.
48. MacLeod, A.M., and A.S. Millar. 1962. Effect of gibberellic acid on barley endosperm. *J. Inst. Brewing* 68:322.
49. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.

50. Mohr, H. 1962. Primary effects of light on growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13:465.
51. Mohr, H., and V. Appuhn. 1961. Zur Wechselwirkung von Licht and Gibberellinsaure. *Naturwissenschaften* 48:483.
52. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
53. Nitsch, J.P. 1959. Changes in endogenous growth-regulating substances during flower initiation. *Fourth International Congress of Biochemistry*. London: Pergamon Press.
54. Ockerse, R., and A.W. Galston. 1967. Gibberellin-auxin interaction in pea stem elongation. *Plant Physiol.* 42:47.
55. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:293.
56. Paleg, L.G. 1960. Physiological effects of gibberellic acid: II. On starch hydrolyzing enzymes of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35:902.
57. Paleg, L. 1964. Cellular localization of the gibberellin-induced response of barley endosperm. In J.P. Nitsch, ed., *Régulateurs naturels de la croissance végétale*. Paris: C.N.R.S.
58. Paleg, L.G. 1965. Physiological effects of gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:291.
59. Phinney, B.O., and C.A. West. 1961. Gibberellins and plant growth. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 14:1185. Berlin: Springer.
60. Purves, W.K., and W.S. Hillman. 1958. Response of pea stem sections to indoleacetic acid, gibberellic acid, and sucrose as affected by length and distance from apex. *Physiol. Plant.* 11:29.
61. Rebeiz, C.A., and J.C. Crane. 1961. Growth regulator-induced parthenocarpy in the Bing cherry. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 78:69.
62. Sachs, R.M., and A.M. Kofranek. 1963. Comparative cytohistological studies on inhibition and promotion of stem growth in *Chrysanthemum morifolium*. *Am. J. Bot.* 50:772.
63. Sawada, K. 1912. Disease of agricultural products in Japan. *Formosan Agr. Rev.* 36:10.
64. Sawada, K., and E. Kurosawa. 1924. On the prevention of the bakanae disease of rice. *Exp. Sta. Bull. Formosa* 21:1.
65. Shechter, I., and C.A. West. 1969. Biosynthesis of gibberellins. IV. Biosynthesis of cyclic diterpenes from *trans*-geranylgeranyl pyrophosphate. *J. Biol. Chem.* 244:3200.
66. Sironval, C. 1961. Gibberellins, cell division, and plant flowering. In M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation*. Ames: Iowa State University Press.
67. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
68. Snir, I., and B. Kessler. 1975. Influence of ethidium bromide on the gibberellin-induced elongation of cucumber seedlings. *Physiol. Plant.* 35:191.
69. Stodola, F.H., K.B. Roper, D.I. Fennell, H.F. Conway, V.E. Johns, C.T. Langford, and R.W. Jackson. 1955. The microbial production of gibberellins A and X. *Arch. Biochem. Biophys.* 54:240.
70. Stuart, N.W., and H.M. Cathey. 1961. Applied aspects of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12:369.
71. Valdovinos, J.G., and L.C. Ernest. 1967. Effect of gibberellic acid and cycocel on tryptophan metabolism and auxin destruction in the sunflower seedling. *Physiol. Plant* 20:682.
72. Varner, J.E., and D.T. Ho. 1976. Hormones. In J. Bonner and J.E. Varner, eds., *Plant Biochemistry*, 3rd ed. New York: Academic Press.
73. Varner, J.E., and G. Ram Chandra, and M.J. Chrispeels. 1965. Gibberellic acid-controlled synthesis of α-amylase in barley endosperm. *J Cell Comp. Physiol.* 66(Suppl. 1):55.
74. West, C.A 1973. Biosynthesis of gibberellins. In B.V. Milborrow, ed., *Biosynthesis and Its Control in Plants*. London: Academic Press.
75. Witham, F.H., and A.C. Gentile. 1961. Some characteristics and inhibitors of in-

doleacetic acid oxidase from tissue cultures of crown-gall. *J. Exp. Bot.* 12:188.
76. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
77. Wittwer, S.H., and M.J. Bukovac. 1962. Exogenous plant growth substances affecting floral initiation and fruit set. *Proc. Plant Sci. Symp. Cambell Soup Company,* 65.
78. Yabuta, T. 1935. Biochemistry of the "bakanae" fungus of rice. *Agr. Hort.* (Tokyo) 10:17.
79. Yabuta, T., and T. Hayashi. 1939. Biochemical studies on "bakanae" fungus of the rice. II. Isolation of "gibberellin," the active principle which makes the rice seedlings grow slenderly. *J. Agr. Chem. Soc.* (Japan) 15:257.

Chapter 20

1. Adamson, D. 1962. Expansion and division in auxin-treated plant cells. *Can. J. Bot.* 40:719.
2. Aldwinkle, H.S., and I.W. Selman. 1967. Some effects of supplying benzyladenine to leaves and plants inoculated with viruses. *Ann. of Appl. Biol.* 60:49.
3. Armstrong, D.J., W.J. Burrows, R. Skoog, K.L. Roy, and D. Söll. 1969. Cytokinins: distribution in t-RNA species of *Escherichia coli. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 63:834.
4. Arora, N., F. Skoog, and O.N. Allen. 1959. Kinetin-induced pseudonodules on tobacco roots. *Am. J. Bot.* 46:610.
5. Banerji, D., and M.M. Laloraya. 1968. Biochemical changes accompanying kinetin-induced expansion of isolated *Cucurbita pepo* cotyledons. In S.M. Sircar, ed. *International Symposium on Plant Growth Substances.* Calcutta: University Press.
6. Bartz, J., D. Söll, W.J. Burrows, and F. Skoog. 1970. Identification of the cytokinin-active ribonucleosides in pure *Escherichia coli* t-RNA species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 67(3):1448.
7. Bewli, I.S., and F.H. Witham. 1976. Characterization of the kinetin-induced water uptake by detached radish cotyledons. *Bot. Gaz.* 137:58.
8. Bonner, J., and J. English. 1938. A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. *Plant Physiol.* 13:331.
9. Bonnett, H.T., and J.G. Torrey. 1965. Chemical control of organ formation in root segments of *Convolvulus* culture *in vitro. Plant Physiol.* 40:1228.
10. Bui-Dang-Ha, D., and J.P. Nitsch. 1970. Isolation of zeatin riboside from the chickory root. *Planta* (Berlin)85:119.
11. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1966. The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 55:262.
12. Burg, S.P., and E.A. Burg. 1969. Auxin-stimulated ethylene formation: its relationship to auxin-inhibited growth, root geotropism, and other plant processes. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances.* Ottawa: Runge Press.
13. Burg, S.P., and C.D. Clagett. 1967. Conversion of methionine to ethylene in vegetative tissue and fruits. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 127:125.
14. Burrows, W.J., D.J. Armstrong, M. Kaminek, F. Skoog, R.M. Bock, S.M. Hecht, L.G. Dammann, N.J. Leonard, and J. Occolowitz. 1970. Isolation and identification of four cytokinins from wheat germ transfer ribonucleic acid. *Biochemistry* 9:1867.
15. Caplin, S.M., and F.C. Steward. 1952. Investigations on the growth and metabolism of plant cells. II. *Ann. Bot.* (London) 16:219.
16. Chadwick, A.V., and S.P. Burg. 1970. Regulation of root growth by auxin-ethylene interaction. *Plant Physiol.* 45:192.
17. Chalutz. E. 1973. Ethylene-induced pheny-

lalanine ammonia-lyase activity in carrot roots. *Plant Physiol.* 51:1033.
18. Chibnall, A.C. 1954. Protein metabolism in rooted runner-bean leaves. *New Phytol.* 53:31.
19. Conforth, J.W., B.V. Milborrow, G. Ryback, and P.F. Wareing. 1965. Identity of sycamore "dormin" with abscisin II. *Nature* (London) 205:1269.
20. Das, N.K., K. Patau, and F. Skoog. 1956. Initiation of mitosis and cell division by kinetin and indoleacetic acid in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 9:640.
21. Dure, L.S. 1975. Seed formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:259.
22. Eagles, C.F., and P.F. Wareing. 1963. Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature* (London) 199:874.
23. Esahi, Y., and A.C. Leopold. 1969. Cotyledon expansion as a bioassay for cytokinins. *Plant Physiol.* 44:618.
24. Fittler, F., and R.H. Hall. 1966. Selective modification of yeast seryl-t-RNA and its effect on the acceptance and binding functions. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 25:441.
25. Frenkel, C., I. Klein, and D.R. Dilley. 1968. Protein synthesis in relation to ripening of pome fruits. *Plant Physiol.* 43:1146.
26. Fries, N. 1960. The effect of adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* 13:468.
27. Gefter, M.L., and R.L. Russell. 1969. Role of modifications in tyrosine t-RNA: a modified base affecting ribosome binding. *J. Mol. Biol.* 39:145.
28. Gibbons, G.S.B., and M.B. Wilkins. 1970. Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic responses. *Nature* 226:558.
29. Glasziou, K.T. 1957. Respiration and levels of phosphate esters during kinetin-induced cell division in tobacco pith sections. *Nature* 179:1083.
30. Glinka, Z. 1973. Abscisic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. *Plant Physiol.* 51:217.
31. Gupta, G., R.P. Geeta, and S.C. Maheshwari. 1970. Cytokinins in seeds of pumpkin. *Plant Physiol.* 45:14.
32. Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. *Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss.* 318.
33. Hall, R.H., L. Csonka, H. David, and B. McLennan. 1967. Cytokinins in the soluble RNA of plant tissues. *Science* 156:69.
34. Hall, R.H., and R.S. deRopp. 1955. Formation of 6-furfurylaminopurine from DNA breakdown products. *J. Am. Chem. Soc.* 77:6400.
35. Hall, R.H., M.J. Robbins, L. Stasiuk, and R. Thedford. 1966. Isolation of N^6-γ,γ-dimethylallyl adenosine from soluble ribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 88:2614.
36. Hecht, S.M., N.J. Leonard, W.J. Burrows, D.J. Armstrong, F. Skoog, and J. Occolowitz. 1969. Cytokinin of wheat germ transfer RNA: 6-(4-hydroxy-3-methyl-2-butenylamino)-2-methylthio-9-B-D-ribofuranosyl purine. *Science* 166:1272.
37. Helgeson, J.P. 1968. The cytokinins. *Science* 161:974.
38. Helgeson, J.P., and N.J. Leonard. 1966. Cytokinins: identification of compounds isolated from *Corynebacterium fascians*. *Proc Natl. Acad. Sci. U.S.* 56:60.
39. Hendry, L.B., F.H. Witham, and O.L. Chapman. 1977. Gene regulation: the involvement of stereochemical recognition in DNA–small molecule interactions. *Perspect Biol. Med.* 21:120.
40. Huff, A.K., and C.W. Ross. 1975. Promotion of radish cotyledon enlargement and reducing sugar content by zeatin and red light. *Plant Physiol.* 56:429.
41. Hulme, A.C., M.J.C. Rhodes, T. Galliard, and L.S.C. Wooltorton. 1968. Metabolic changes in excised fruit tissue. IV. Changes occurring in discs of apple peel during the development of the respiration climacteric. *Plant Physiol.* 43:1154.
42. Jablonski, J.R., and F. Skoog. 1954. Cell enlargement and cell division in excised tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 7:16.
43. Jacobsen, J.V. 1977. Regulation of ribonu-

cleic acid metabolism by plant hormones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:537.
44. Kidd, F., and C. West. 1930. Physiology of fruit. I. Changes in the respiratory activity of apples during their senescence at different temperatures. *Proc. Roy. Soc.* (London) B106:93.
45. Király, Z., and J. Szirmai. 1964. The influence of kinetin on tobacco mosaic virus production in *Nicotiana glutinosa* leaf discs. *Virology* 23:286.
46. Klämbt, D., G. Thies, and F. Skoog. 1966. Isolation of cytokinins from *Corynebacterium fascians. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 56:52.
47. Koshimizu, K., T. Kusaki, T. Mitsui, and S. Matsubara. 1967. Isolation of a cytokinin, (−)dihydrozeatin, from immature seeds of *Lupinus luteus. Tetrachdron Letters* 14:1317.
48. Krasnuk, M., F.H. Witham, and J.R. Tegley. 1971. Cytokinins extracted from pinto bean fruit. *Plant Physiol.* 48:320.
49. Letham, D.S. 1960. The separation of plant cells with ethylenediamine-tetracetic acid. *Exp. Cell Res.* 21:353.
50. Letham, D.S. 1963. Zeatin, a factor inducing cell division isolated from *Zea mays. Life Sci.* 2:569.
51. Letham, D.S. 1966. Isolation and probable identity of a third cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:1999.
52. Letham, D.S. 1966. Purification and probable identity of a new cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.* 5:551.
53. Letham, D.S. 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:349.
54. Letham, D.S. 1971. Regulators of cell division in plant tissues. XII. A cytokinins bioassay using excised radish cotyledons. *Physiol. Plant.* 25:391.
55. Letham, D.S., and C.O. Miller. 1965. Identity of kinetin-like factors from *Zea mays. Plant Cell Physiol.* 6:355.
56. Lieberman, M., L.W. Mapson, A.T. Kupnishi, and D.A. Wardale. 1966. Stimulation of ethylene production in apple tissue slices by methionine. *Plant Physiol.* 41:376.
57. Liu, W.C., and H.R. Carns. 1961. Isolation of abscisin, an abscission accelerating substance. *Science* 134:384.
58. Lyons, J.M., and H.K. Pratt. 1964. An effect of ethylene on swelling of isolated mitochondria. *Arch. Biochem. Biophys.* 104:318.
59. McGilvery, R.W. 1979. Biochemistry: a functional approach. Philadelphia: Saunders.
60. McLane, S.R., and A.E. Murneek. 1952. *The Detection of Synganin, an Indigenous Plant Hormone by Culture of Immature Corn Embryos.* Bull. 496. Agr. Exp. Sta., University of Missouri.
61. Mansfield, T.A. 1976. Delay in the response of stomata to abscisic acid in CO_2-free air. *J. Exp. Bot.* 27:559.
62. Mansfield, T.A., A.R. Wellburn, and T.J.S. Moreira. 1978. The role of abscisic acid and farnesol in the alleviation of water stress. *Philos. Trans. Roy. Soc.* (London) B284:471.
63. Matsubara, S., D.J. Armstrong, and F. Skoog. 1968. Cytokinins from t-RNA of *Corynebacterium fascians. Plant Physiol.* 43:451.
64. Matsubara, S., and K. Koshimizu. 1966. Factors with cytokinin activity in young *Lupinus luteus* seeds and their partial purification. *Bot. Mag.* (Tokyo) 79:389.
65. Mayak, S., and A.H. Halevy. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. *Plant Physiol.* 50:341.
66. Milborrow, B.V. 1974. Biosynthesis of abscisic acid by a cell-free system. *Phytochemistry* 13:131.
67. Milborrow, B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25:259.
68. Milborrow, B.V. 1978. The stability of conjugated abscisic acid during wilting. *J. Exp. Bot.* 209:1059.
69. Milborrow, B.V. 1979. Antitranspirants and regulation of abscisic acid content. *Australian J. Plant Physiol.* 6:249.
70. Miller, C.O. 1956. Similarity of some kinetin and red light effects. *Plant Physiol.* 31:318.

71. Miller, C.O. 1960. An assay for kinetin-like materials. *Plant Physiol.* (Suppl.) 35:xxvi.
72. Miller, C.O. 1961. A kinetin-like compound in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 47:170.
73. Miller, C.O. 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives: compounds from maize which promote cell division. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 54:1052.
74. Miller, C.O. 1967. Zeatin and zeatin riboside from a mycorrhizal fungus. *Science* 157:1055.
75. Miller, C.O. 1980. Cytokinin inhibition of respiration in mitochondria from six plant species. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 77:4731.
76. Miller, C.O., F. Skoog, F.S. Okumura, M.H. von Slatza, and F.M. Strong. 1956. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J. Am. Chem. Soc.* 78:1375.
77. Miller, C.O., F. Skoog, M.H. von Saltza, and F.M. Strong. 1955. Kinetin: a cell division factor from deoxyribonucleic acid. *J. Am. Chem. Soc.* 77:1392.
78. Miller, C.O., and F.H. Witham. 1964. A kinetin-like factor from maize and other sources. *Colloq. Centre Natl. Res. Sci.* (Paris) 123:I–VI.
79. Miura, G.A., and C.O. Miller. 1969. Cytokinins from a variant strain of cultured soybean cells. *Plant Physiol.* 44:1035.
80. Moore, T.C. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones.* New York: Springer-Verlag.
81. Mothes, K. 1960. Über das Atern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung. *Naturwissenschaften* 47:337–351. In Y. Oota. 1964. RNA in developing plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:17.
82. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin and its role in nitrogen metabolism. In *Recent Advances in Botany.* Toronto: University of Toronto Press.
83. Mothes, K., and L. Engelbrecht. 1961. Kinetin-induced directed transport of substances in excised leaves in the dark. *Phytochemistry* 1:58.
84. Mullins, M.G. 1967. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinfera* L. *J. Exp. Bot.* 18:206.
85. Nakazaki, Y. 1971. Effect of kinetin on local lesion formation on detached bean leaves inoculated with tobacco mosaic virus or its nucleic acid. *Ann. Phytopathol. Soc.* (Japan) 37:307.
86. Netien, G., and G. Beauchesne. 1952. Action d'un extrait liquide de graines de maïs immatures (lait de maïs) sur la croissance des tissues de tubercules de topinambour cultivés *in vitro. Compt. Rend.* 234:1306.
87. Netien, G. and G. Beauchesne. 1953. Différentes substances de croissance décelées dans l'extrait laiteux de graines de maïs et etudiées sur cultures *in vitro* de tissus de tubercules de topinambour. *Compt. Rend.* 237:1026.
88. Ohkuma, K., F.T. Addicott, O.E. Smith, and W.E. Thiessen. 1965. The structure of abscisin II. *Tetrahedron Lett.* 29:2529.
89. Ohkuma, K., J.L. Lyon, F.T. Addicott, and O.E. Smith. 1963. Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science* 142:1592.
90. Osborne, D.J. 1959. Control of leaf senescence by auxins. *Nature* 183:1459.
91. Osborne, D.J. 1962. Effect of kinetin on protein and nucleic acid metabolism in *Xanthium* leaves during senescence. *Plant Physiol.* 37:595.
92. Osborne, D.J., and M. Hallaway. 1960. Auxin control of protein levels in detached autumn leaves. *Nature* 188:240.
93. Person, C., D.J. Samborski, and F.R. Forsyth. 1957. Effect of benzimidazole on detached wheat leaves. *Nature* 180:1294.
94. Pilet, P.E. 1972. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In P.E. Pilet, ed., *Plant Growth Regulation.* New York: Springer-Verlag.
95. Powell, R.D., and M.M. Griffith. 1960. Some anatomical effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. *Plant Physiol.* 35:273.
96. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:309.
97. Raschke, K., and M. Pierce. 1973. Uptake of

sodium and chloride by guard cells of *Vicia falsa*. Plant Research "72," MSU/AEC Plant Res. Lab. Mich. State Univer. 146.
98. Reid, M., and H.K. Pratt. 1972. Effects of ethylene on potato tuber respiration. *Plant Physiol.* 49:252.
99. Richmond, A.E., and A. Lang. 1957. Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. *Science* 125:650.
100. Rijven, A.H.G.C., and V. Parkash. 1971. Action of kinetin on cotyledons of fenugreek. *Plant Physiol.* 47:59.
101. Robbins, M.J., R.H. Hall, R. Thedford, and L. Stasiuk. 1967. N^6-(Δ^2-isopentenyl) adenosine: a component of the transfer ribonucleic acid of yeast and mammalian tissue. Method of isolation and characterization. *Biochemistry* 6:1837.
102. Sacher, J.A. 1966. Permeability characteristics and amino acid incorporation during senescence (ripening) of banana tissue. *Plant Physiol.* 41:701.
103. Scott, T.K. 1972. Auxins and roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23:235.
104. Shaw, A., and D.V. Wilson. 1964. The synthesis of zeatin. *Proc. Chem. Soc.* 231.
105. Skoog, F., D.J. Armstrong, J.D. Cherayil, A.C. Hampel, and R.M. Bock. 1966. Cytokinin activity: localization in t-RNA preparations. *Science* 154:1354.
106. Skoog, F., and C.O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vivo*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:118.
107. Skoog, F., F.M. Strong, and C.O. Miller. 1965. Cytokinins. *Science* 148:532.
108. Sugiura, M., K. Umemura, and Y. Oota. 1962. The effect of kinetin on protein level of tobacco leaf disks. *Physiol. Plant.* 15:457.
109. Sveshnikova, I.N., and V.A. Kokhlova. 1969. Cytological study of the effect of 6-benzyl-aminopurine and kinetin on isolated flax cotyledons. *Soviet Plant Physiol.* 16:570.
110. Tavantzis, S.M., S.H. Smith, and F.H. Witham. 1979. The influence of kinetin on tobacco ring-spot virus infectivity and the effect of virus infection on the cytokinin activity in intact leaves of *Nicotiana glutinosa* L. *Physiol. Plant Path.* 14:227.
111. Tegley, J.R., F.H. Witham, and M. Krasnuk. 1971. Chromatographic analysis of a cytokinin from tissue cultures of crown-gall. *Plant Physiol.* 47:581.
112. Thimann, K.V. 1972. The natural plant hormones. In F.C. Steward, ed., *Plant Physiology* New York: Academic Press.
113. Torrey, J.G. 1958. Endogenous bud and root formation by isolated roots of *Convolvulus* grown *in vitro*. *Plant Physiol.* 33:258.
114. Torrey, J.G. 1962. Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments. *Physiol. Plant.* 15:177.
115. Tucker, D.J. 1977. Apical dominance in the "Rogue" tomato. *Ann. Bot.* 41:181.
116. Tucker, D.J. 1977. Hormonal regulation of lateral bud outgrowth in the tomato. *Plant Sci. Lett.* 8:105.
117. Tucker, D.J. 1978. Apical dominance in the tomato: the possible roles of auxin and abscisic acid. *Plant Sci. Lett.* 12:273.
118. Upper, C.D., J.P. Helgeson, J.D. Kemp, and C.J. Schmidt. 1970. Gas-liquid chromatographic isolation of cytokinins from natural sources. *Plant Physiol.* 45:543.
119. van Overbeek, J., M.E. Conklin, and A.F. Blakeslee. 1941. Factors in coconut milk essential for growth and development of *Datura* embryos. *Science* 94:350.
120. van Overbeek, J., R. Siu, and A.J. Haagen-Smit. 1944. Factors affecting the growth of *Datura* embryos *in vitro*. *Am. J. Bot.* 31:219.
121. Von Abrams, G.J., and H.K. Pratt. 1967. Effect of ethylene on the permeability of excised cantaloupe fruit tissue. *Plant Physiol.* 42:299.
122. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
123. Wang, C.Y., and W.M. Mellenthin. 1972. Internal ethylene levels during ripening and climacteric in Anjou pears. *Plant Physiol.* 50:311.
124. Wehnelt, B. 1927. Untersuchungen über

das Wundhormon der Pflanzen. *Jarb. Wiss. Bot.* 66:773.

125. Wickson, M., and K.V. Thimann. 1958. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiol. Plant.* 11:62.
126. Witham, F.H., L.B. Hendry, and O.L. Chapman. 1978. Chirality and stereochemical recognition in DNA-phytohormone interactions: a model approach. *Origins of Life* 9:7.
127. Witham, F.H., and C.O. Miller. 1965. Biological properties of a kinetin-like substance occurring in *Zea mays. Plant Physiol.* 18:1007.
128. Yang, S.F. 1969. Biosynthesis of ethylene. In F. Wightman and G. Setterfield, eds., *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances.* Ottawa: Runge Press.
129. Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *Hort. Sci.* 15:238.
130. Yang, S.F., H.S. Ku, and H.K. Pratt. 1966. Ethylene production from methionine by flavin mononucleotide and light. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 24:739.
131. Young, R.E., and J.B. Biale. 1967. Phosphorylation in avocado fruit slices in relation to the respiratory climacteric. *Plant Physiol.* 42:1357.
132. Zachau, H., D. Dutting, and H. Feldmann. 1966. Serine specific transfer ribonucleic acid. XIV. Comparison of nucleotide sequences and secondary structure models. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.* 31:417.

Chapter 21

1. Barber, H.N., and D.M. Paton. A gene-controlled flowering inhibitor in *Pisum. Nature* 169:592.
2. Bonner, J. 1962. *In vitro* dark conversion and other properties of phytochrome. *Plant Physiol.* (Suppl.) 37:xxvii.
3. Borthwick, H.A. 1959. Photoperiodic control of flowering. In R.B. Withrow ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants* and Animals. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1952. The reaction controlling floral initiation. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:929.
5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, and M.W. Parker. 1956. Photoperiodism. In A. Hollander ed., *Radiation Biology.* New York: McGraw-Hill.
6. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and K.V. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S* 38:662.
7. Briggs, W.R., and H.W. Siegelman. 1965. Distribution of phytochrome in etiolated seedlings. *Plant Physiol.* 40:934.
8. Butler, W.L., K.H. Norris, H.W. Siegelman, and S.B. Hendricks. 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad Sci U.S.* 45:1703.
9. Cajlachjan, M.C. 1958. Hormonal factors in the flowering of plants. *Fiziol. Rast.* 5:541.
10. Cajlachjan, M.C. 1961. Effect of gibberellins and derivatives of nucleic acid metabolism on plant growth and flowering. In R.M. Klein, ed., *Plant Growth Regulation.* Ames: Iowa State University Press.
11. Cleland, C.F., and W.R. Briggs. 1967. Flowering responses of the long-day plant *Lemna gibba* G3. *Plant Physiol.* 42:1553.
12. Cleland, C.F., and J.A.D. Zeevaart. 1970. Gibberellins in relation to flowering and stem elongation in the long day plant *Silene armeria. Plant Physiol.* 46:392.
13. Cummings, B.G., and E. Wagner. 1968. Rhythmic processes in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19:381.
14. Downs, R.J. 1956. Photoreversibility of flower initiation. *Plant Physiol.* 31:279.
15. Garner, W.W., and H.A. Allard. 1920. Effect of length of day on plant growth. *J. Agr. Res.* 18:553.
16. Hamner, K.C. 1940. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. *Bot. Gaz.* 101:658.
17. Hamner, K.C., and J. Bonner. 1938. Photo-

periodism in relation to hormones as factors in floral initiation. *Bot. Gaz.* 100:388.
18. Heinze, P.H., M.W. Parker, and H.A. Borthwick. 1942. Floral initiation in Biloxi soybean as influenced by grafting. *Bot. Gaz.* 103:517.
19. Hendricks, S.B. 1958. Photoperiodism. *Agron. J.* 50:724.
20. Hendricks, S.B. 1959. The photoreaction and associated changes of plant photomorphogenesis. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
21. Hillman, W.S. 1962. *The Physiology of Flowering*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
22. Hillman, W.S. 1967. The physiology of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:301.
23. Hillman, W.S. 1976. Biological rhythms and physiological timing. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:159.
24. Hodson, H.K, and K.C. Hamner. 1970. Floral inducing extract from *Xanthium*. *Science* 167:384.
25. Holdsworth, M. 1956. The concept of minimum leaf number. *J. Exp. Bot.* 7:395.
26. Kendrick, R.E., and C.J.P. Spruit. 1973. Phytochrome properties and the molecular environment. *Plant Physiol.* 52:327.
27. Khudairi, A.K., and K.C. Hamner. 1954. The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. *Plant Physiol.* 29:251.
28. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss.* (Heildelberg) B5:1.
29. Knott, J.E. 1934. Effect of localized photoperiod on spinach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* (Suppl.) 31:152.
30. Krishnamoorthy, H.N., and K.K. Nanda. 1967. Effect of intercalated long days and light interruption of dark period on flowering, extension growth and senescence of *Impatiens balsamina*. *Physiol. Plant.* 20:760.
31. Lincoln, R.G., A. Cunningham, B.H. Carpenter, J. Alexander, and D.L. Mayfield. 1966. Florigenic acid from fungal culture. *Plant Physiol.* 41:1079.
32. Lincoln, R.G., D.L. Mayfield, and A. Cunningham. 1961. Preparation of a floral initiating extract from *Xanthium*. *Science* 133:756.
33. Long. E.M. 1939. Photoperiodic induction as influenced by environmental factors. *Bot Gaz.* 101:168.
34. Moore, T.J. 1979. *Biochemistry and Physiology of Plant Hormones*. New York: Springer-Verlag.
35. Naylor, A.W. 1953. Reactions of plants to photoperiod. In W. Loomis, ed., *Growth and Development in Plants*. Ames: University of Iowa Press.
36. Naylor, A.W. 1961. The photoperiodic control of plant behavior. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology*. 16:331. Berlin: Springer.
37. Parker, M.W., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and N.J. Scully. 1946. Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short day plants. *Bot. Gaz.* 108:1.
38. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1972. *De novo* synthesis of phytochrome. In G.O. Schenck, ed., *Book of Abstracts*. VI. International Congress in Photobio., Biochem. 156.
39. Quail, P.H., E. Schäfer, and D. Marmé. 1973. *De novo* synthesis of phytochrome in pumpkin hooks. *Plant Physiol.* 52:124.
40. Quail, P.H., E. Schafer, and D. Marmé. 1973. Turnover of phytochrome in pumpkin cotyledons. *Plant Physiol.* 52:128.
41. Schwabe, W.W. 1959. Studies of long-day inhibition in short-day plants. *J. Exp. Bot.* 10:317.
42. Siegelman, H.W., and W.L. Butler. 1965. Properties of phytochrome. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16:383.
43. Siegelman, H.W., and E.M. Firer. 1964. Purification of phytochrome from oat seedlings. *Biochemistry* 3:418.
44. Salisbury, F.B., and C.W. Ross. 1978. *Plant Physiology*, 2nd ed. Belmont, Calif.: Wadsworth.
45. Takimoto, A. 1960. Effect of sucrose on

flower initiation of *Pharbitis*. *Plant Cell Physiol.* (Tokyo) 1:241.
46. Taylor, A.O., and B.A. Bonner. 1967. Isolation of phytochrome from the alga *Mesotaenium* and liverwort *Sphaerocarpos*. *Plant Physiol.* 42:762.
47. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
48. Tournois, J. 1912. Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chauvre. *Comp. Rend. Acad. Sci.* (Paris) 155:297.
49. van der Veen, R., and G. Meijer. 1959. *Light and Plant Growth*. New York: Macmillan.
50. Zeevart, J.A.D. 1958. Flower formation as studied by grafting. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen* 58:1.
51. Zeevaart, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27:321.

Chapter 22

1. Alden, J., and K.H. Hermann. 1971. Aspects of the cold-hardiness mechanism in plants. *Bot. Rev.* 37(1):37.
2. Bolduc, R.J., J.H. Cherry, and B.O. Blair. 1970. Increase in indoleacetic acid oxidase activity of winter wheat by cold treatment and gibberellic acid. *Plant Physiol.* 45:461.
3. Bula, R.J., D. Smith and H.J. Hodgson. 1956. Cold resistance in alfalfa at two diverse latitudes. *Agron. J.* 48:153.
4. Chouard, P. 1952. Les facteurs du milieu et les mécanismes régulateurs du développement des plantes horticoles. *Rep. Intern. Hort. Congr.* 13:17.
5. Chouard, P. 1960. Vernalization and its relations to dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11:191.
6. Chouard, P., and P. Poignant. 1951. Recherches préliminaires sur la vernalisation en présence d'inhibiteurs de germination et de respiration. *Compt. Rend. Acad. Sci.* (Paris) 23:103.
7. Chroboczek, E. 1934. A study of some ecological factors influencing seed-stalk development in beets (*Beta vulgaris* L.). *Mem. Cornell Agr. Expt. Sta.* 154:1.
8. Curtis, O.F., and H.T. Chang. 1930. The relative effectiveness of temperature of the crown as contrasted with that of the rest of the plant upon flowering of celery plants. *Am. J. Bot.* 17:1047.
9. Daday, H. 1964. Genetic relationship between cold hardiness and growth at low temperature in *Medicago sativa*. *Heredity* 19:173.
10. Dear, J. 1973. A rapid degradation of starch at hardening temperature. *Cryobiology* 10:78.
11. De La Roche, I.A., C.J. Andrews, M.K. Pomeroy, P. Weinberger, and M. Kates. 1972. Lipid changes in winter wheat seedlings (*Triticum aestivum*) at temperatures inducing cold hardiness. *Can. J. Bot.* 50(12):2401.
12. Faw, W.F., and G.A. Jung. 1972. Electrophoretic protein patterns in relation to low temperature tolerance and growth regulation of alfalfa. *Cryobiology* 9:548.
13. Gerloff, E.D., T. Richardson, and M.A. Stahmann. 1967. Changes in fatty acids of alfalfa roots during cold hardening. *Plant Physiol.* 41:1280.
14. Gerloff, E.D., M.A. Stahmann, and D. Smith. 1967. Soluble proteins in alfalfa roots as related to cold hardiness. *Plant Physiol.* 42:895.
15. Gott, M.B., F.G. Gregory, and O.N. Purvis. 1955. Studies in vernalization of cereals. XIII. Photoperidic control of stages in flowering between initiation and ear formation in vernalized and unvernalized Petkus winter rye. *Ann. Bot.* 19:87.
16. Gregory, F.G., and O.N. Purvis. 1938 Studies in the vernalization of cereals. III The use of anaerobic conditions in the anal ysis of the vernalizing effect of low temper ature during germination. *Ann. Bot.* 2:753.
17. Grenier, G., and C. Willemot. 1974. Lipid changes in roots of frost hardy and less hardy alfalfa varieties under hardening conditions. *Cryobiology* 11:324.

18. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during acclimation. *Cryobiology* 6:263.
19. Hall, T.C., R.C. McLeester, B.H. McCown, and G.E. Beck. 1970. Enzyme changes during deacclimation of willow stem. *Crybiology* 7:130.
20. Hänsel, H. 1953. Vernalization of winter rye by negative temperatures and the influence of vernalization upon the lamina length of the first and second leaf in winter rye, spring barley, and winter barley. *Ann. Bot.* 17:417.
21. Harris, P., and A.T. James. 1969. The effect of low temperatures on fatty acid biosynthesis in plants. *Biochem. J.* 112:325.
22. Heber, U. 1959. Beziehungen zwischen der Grösse von Chloroplasten und ihrem Gehalt and löslichen Eiweissen and Zuckern im Zusammenhang mit dem Frostresistenzproblem. *Protoplasma* 51:284.
23. Hodgson, H.J. 1965. Effect of photoperiod on development of cold resistance in alfalfa. *Crop Sci.* 4:302.
24. Jung, G.A., and K.L. Larson. 1972. Cold, drought and heat tolerance. *Agron. Monogr.* 15:185.
25. Jung, G.A., S.C. Shih, and D.C. Shelton. 1967. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. III. Associated changes in soluble proteins and nucleic acid content and tissue pH. *Plant Physiol.* 42:1653.
26. Jung, G.A., and D. Smith. 1960. Influence of extended storage at constant low temperature on cold resistance and carbohydrate reserves of alfalfa and medium red clover. *Plant Physiol.* 35:123.
27. Jung, G.A, and D. Smith. 1961. Trends of cold resistance and chemical changes in certain nitrogen and carbohydrate fractions. *Agron. J.* 53:359.
28. Kenefick, D.G. 1964. Cold acclimation as it relates to winter hardiness in plants. *Agri. Sci. Rev. USDA* 2:21.
29. Kenefick, D.G., and E.I. Whitehead. 1971. A search for winter hardiness. *South Dakota Farm and Home Research.* 22:36.
30. Klebs, G. 1913. Über das Verhältnis der Aussenwelt zur Entiwicklung der Pflanze. *Akad. Wiss.* (Heidelberg) B5:1.
31. Korovin, A.I., and T.A. Barskaya. 1962. Effect of soil temperature on respiration and activity of oxidative enzymes of roots in cold resistant and thermophilic plants. *Sov. Plant Physiol.* 9:331.
32. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1975. Electrophoretic studies of the relationship of peroxidases, polyphenol oxidase and indoleacetic acid oxidase to cold tolerance in alfalfa. *Cryobiology* 12:62.
33. Krasnuk, M., G.A. Jung, and F.H. Witham. 1976. Electrophoretic studies of several dehydrogenases in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:375.
34. Krasnuk, M., F.H. Witham, and G.A. Jung. 1976. Electrophoretic studies of several hydrolytic enzymes in relation to the cold tolerance of alfalfa. *Cryobiology* 13:225.
35. Kuiper, P.J.C. 1970. Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness. *Plant Physiol* 45:684.
36. Lang, A. 1951. Untersuchungen über das Kälterbedurfnis von zweijährigen *Hyoscyamus niger*. *Der Zuchter.* 21:241.
37. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 3:265.
38. Lang, A. 1961. Auxins in flowering. In W. Ruhland, ed., *Encylopedia of Plant Physiology* 14:909. Berlin: Springer.
39. Lang, A., and G. Melchers. 1947. Vernalization und Devernalization bei einer zweijährigen Pflanze. *Z. Naturf.* 2b:444.
40. Levitt, J. 1969. Growth and survival of plants at extremes of temperature—a unified concept. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 23:395.
41. Li, P.H., and C.J. Weiser. 1969. Metabolism of nucleic acids in one-year old apple twigs during cold hardening and dehardening. *Plant Cell Physiol.* 10:21.
42. McCown, B.H., T.C. Hall, and G.E. Beck. 1969. Plant leaf and stem proteins. II. Isozymes and environmental change. *Plant Physiol.* 44:210.
43. McCown, B.H., R.C. McLeester, G.E. Beck, and T.C. Hall. 1969. Environment-induced

changes in peroxidase zymograms in the stem of deciduous and evergreen plants. *Cryobiology* 5:410.

44. McKinney, H.H. 1940. Vernalization and the growth-phase concept. *Bot. Rev.* 6:25.
45. Marvin, J., and M. Morselli. 1971. Rapid low temperature hydrolysis of starch to sugars in maple stems and in maple tissue cultures. *Cryobiology* 8:339.
46. Melchers, G. 1936. Versuche zur Genetik und Entwicklungsphysiologie der Blühreife. *Biol. Zbl.* 56:567.
47. Melchers, G. 1937. Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife von *Hyoscyamus niger l. Biol. Zbl.* 57:568.
48. Melchers, G. 1939. Die Blühhormone. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 57:29.
49. Melchers, G., and A. Lang. 1948. Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zentr.* 67:105.
50. Napp-Zinn, K. 1960. Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. I. Licht und Dunkelheit wahrend Kalte- und Warmebehandlung. *Planta* 54:409.
51. Purvis, O.N. 1934. An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to length of day. *Ann. Bot.* 48:919.
52. Purvis, O.N. 1940. Vernalization of fragments of embryo tissue. *Nature* 145:462.
53. Purvis, O.N. 1947. Studies in vernalization of cereals. X. The effect of depletion of carbohydrates on the growth and vernalization response of excised embryos. *Ann. Bot.* 11:269.
54. Purvis, O.N. 1961. The physiological analysis of vernalization. In W. Ruhland, ed., *Encyclopedia of Plant Physiology* 16:76. Berlin: Springer.
55. Purvis, O.N., and F.G. Gregory. 1952. Studies in vernalization of cereals. XII. The reversibility by high temperature of the vernalized condition in Petkus winter rye, *Ann. Bot.* 16:1.
56. Sarkar, S. 1958. Versuche zur Physiologie der Vernalisation. *Biol. Zentralbl.* 77:1.
57. Schwabe, W.W. 1954. Factors controlling flowering in the chrysanthemum. IV. The site of vernalization and translocation of the stimulus. *J. Exp. Bot.* 5:389.
58. Shih, S.C., and G.A. Jung. 1971. Influence of purines and pyrimidines on cold hardiness of plants. IV. An analysis of the chemistry of cold hardiness in alfalfa when growth is regulated by chemicals. *Cryobiology* 7:300.
59. Shih, S.C., G.A. Jung, and D.C. Shelton. 1967. Effects of temperature and photoperiod on metabolic changes in alfalfa in relation to cold hardiness. *Crop Sci.* 7:385.
60. Shinohara, S. 1959. Genecological studies on the phasic development of flowering centering on the *Cruciferous* crops, especially on the role of vernalization on ripening seeds. Shizuoka Prefecture Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. 6:1.
61. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1949. The chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to frost hardiness. I. Seasonal variations in protein content. *Arch. Biochem.* 23:8.
62. Siminovitch, D., and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to its frost hardiness. IV. Effects of ringing on translocation, protein synthesis and the development of hardiness. *Plant Physiol.* 28:177.
63. Siminovitch, D., F. Gfeller, and B. Rheaume. 1967. The multiple character of the biochemical mechanism of freezing resistance of plant cells. In E. Asahina, ed., *Cellular Injury and Resistance in Freezing Organisms*. Sapporo, Japan: Institute of Low Temperature Science.
64. Siminovitch, D., C.M. Wilson, and D.R. Briggs. 1953. Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. V. Seasonal transformations and variations in the carbohydrates: starch-sucrose interconversions. *Plant Physiol.* 28:383.

65. Smith, D. 1968. Varietal chemical differences associated with the freezing resistance in forage plants. *Cryobiology* 5:148.
66. Stokes, P., and K. Verkerk. 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen* 50:141.
67. Wellensiek, S.J. 1961. Leaf vernalization. *Nature* 192:1097.
68. Wellensiek, S.J. 1962. Dividing cells as the locus for vernalization. *Nature* 195:307.
69. Wellensiek, S.J. 1964. Dividing cells as the prerequisite for vernalization. *Plant Physiol.* 39:832.
70. Willemot, C. 1975. Stimulation of phospholipid biosynthesis during frost hardening of winter wheat. *Plant Physiol.* 55:356.

Chapter 23

1. Bennet-Clark, T.A., and N.P. Kefford. 1953. Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature* 171:645.
2. Blommaert, K.L.J. 1954. Growth and inhibiting substances in relation to the rest-period of the potato tuber. *Nature* 174:970.
3. Blommaert, K.L.J. 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach. *Dept. Agr. South Africa Sci. Bull.* 368:1.
4. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1952. A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.* 38:662.
5. Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole. 1954. Action of light on lettuce-seed germination. *Bot. Gaz.* 115:205.
6. Crocker, W. 1906. Role of seed coats in delayed germination. *Bot. Gaz.* 42:265.
7. Crocker, W. 1948. *Growth of Plants*. New York: Reinhold.
8. Denny, F.E. 1926. Hastening the sprouting of dormant potato tuber. *Am. J. Bot.* 13:118.
9. Denny, F.E. 1926. Effect of thiourea upon bud inhibition and apical dominance of potato. *Bot. Gaz.* 81:297.
10. Donaho, C.W., and D.R. Walker. 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of the rest period in Elberta peach. *Science.* 126:1178.
11. Eagles, C.F. and P.F. Wareing. 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. *Physiol. Plant.* 17:697.
12. Evenari, M. 1949. Germination inhibitors. *Bot. Rev.* 15:153.
13. Harada, H., and J.P. Nitsch. 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Physiol.* 34:409.
14. Harrington, G.T. 1916. Agricultural value of impermeable seeds. *J. Agr. Res.* 6:761.
15. Hemberg, T. 1947. Studies of auxins and growth-inhibiting substances in the potato tuber and their significance with regard to its rest period. *Acta Hort. Berg.* 14:133.
16. Hemberg, T. 1949. The significance of growth-inhibiting substances and auxins for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 2:24.
17. Hemberg, T. 1949. Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plant.* 2:37.
18. Hemberg, T. 1950. The effect of glutathione on the growth-inhibiting substances in resting potato tubers. *Physiol. Plant.* 3:17.
19. Hemberg, T. 1952. The significance of the acid growth-inhibiting substances for the rest period of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 5:115.
20. Hendershott, C.H., and L.F. Bailey. 1955. Growth inhibiting substances in dormant flower buds of peach. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 65:85.
21. Hyde, E.O. 1954. The function of the hilum in some Papilionaceae in relation to the ripening of the seed and permeability of the testa. *Ann. Bot.* 18:241.
22. Ikuma, H., and K.V. Thimann. 1964. Analysis of germination processes of lettuce seed by means of temperature and anaerobiosis. *Plant Physiol.* 39:756.
23. Lane, F.E., and L.F. Bailey. 1964. Isolation

and characterization studies on the β-inhibitor in dormant buds of the silver maple, *Acer saccharinum* L. *Physiol. Plant.* 17:91.
24. Lippert, L.F., L. Rappaport, and H. Timm. 1958. Systematic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. *Plant Physiol.* 33:132.
25. Mayer, A.M., and A. Poljakoff-Mayber. 1963. *The Germination of Seeds*. New York: MacMillan.
26. Meyer, B.S., and D.B. Anderson. 1952. *Plant Physiology*. Princeton, N.J.: Van Nostrand.
27. Nitsch, J.P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 70:512.
28. Nitsch, J.P. 1959. Changes in endogenous growth regulating substances during flower initiation. *Fourth Intern. Congr. Biochem.* 6:141. London: Pergamon Press.
29. Olney, H.O., and B.M. Pollock. 1960. Studies of rest period. II. Nitrogen and phosphorus changes in embryonic organs of after-ripening cherry seed. *Plant. Physiol.* 35:970.
30. Phillips, I.D.J., and P.F. Wareing. 1958. Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. *Naturwiss.* 13:317.
31. Pollock, B.M., and H.O. Olney. 1959. Studies of the rest period. I. Growth translocation, and respiratory changes in the embryonic organs of the after-ripening cherry seed. *Plant Physiol.* 34:131.
32. Rappaport, L., L.F. Lippert, and H. Timm. 1957. Sprouting, plant growth, and tuber formation as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. B[illegible]ing dormancy with gibberellic acid. [illegible] *Potato J.* 34:254.
33. Rappaport, L., H. Timm, and L. Lippert. 1958. Gibberellin on white potatoes. *Calif. Agr.* 12:4, 14.
34. Robinson, P.M., P.F. Wareing, and T.H. Thomas. 1963. Dormancy regulators in woody plants. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus*. *Nature* 199:875.
35. Sankhla, S., and D. Sankhla. 1968. Reversal of (±)-abscisin II induced inhibition of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin. *Physiol. Plant.* 21:190.
36. Shull, C.A. 1911. The oxygen minimum and the germination of *Xanthium* seeds. *Bot. Gaz.* 52:453.
37. Shull, C.A. 1914. The role of oxygen in germination. *Bot. Gaz.* 57:64.
38. Smith, O.E., and L. Rappaport. 1961. Endogenous gibberellins in resting and sprouting potato tubers. In R.F. Gould, ed., *Gibberellins*. Am. Chem. Soc. 28:42.
39. Thornton, N.C. 1935. Factors influencing germination and development of dormancy in cocklebur seeds. *Contri. Boyce Thompson Inst.* 7:477.
40. Thornton, N.C. 1939. Carbon dioxide storage. XIII. Relationship of oxygen to carbon dioxide in breaking dormancy of potato tubers. *Contri. Boyce Thompson Inst.* 10:201.
41. Thornton, N.C. 1953. Dormancy. In W.E. Loomis, ed., *Growth and Differentiation in Plants*. Ames: Iowa State University Press.
42. Toole, E.H. 1959. Effect of light on the germination of seeds. In R.B. Withrow, ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*. Washington, D.C.: American Association for the Advancement of Science.
43. Toole, E.H., H.A. Borthwick, S.B. Hendricks, and V.K. Toole. 1953. Physiological studies of the effects of light and temperature on seed germination. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 18(2):267.
44. Toole, E.H., S.B. Hendricks, H.A. Borthwick, and V.K. Toole. 1956. Physiology of seed germination. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:299.
45. Toole, E.H., and V.K. Toole. 1939. *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* 11:51.
46. Toole, E.H., V.K. Toole, H.A. Borthwick, and S.B. Hendricks. 1955. Photocontrol of *Lepidium* seed germination. *Plant Physiol.* 30:15.
47. Tuan, D.Y.H., and J. Bonner. 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. *Plant Physiol.* 39:768.

48. Varga, M., and L. Ferenczy. 1956. Effect of "rindite" on the development of the growth substances in potato tubers. *Nature* 178:1075.
49. Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453.
50. Wareing, P.F. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plant.* 6:692.
51. Wareing, P.F. 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.* 7:261.
52. Wareing, P.F. 1956. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7:191.
53. Wareing, P.F., and H.A. Foda. 1957. Growth inhibitors and dormancy in *Xanthium* seed. *Physiol. Plant.* 10:266.


مطابع المكتب المصري الحديث
MODERN EGYPTIAN PRESS

قائمة بأهم المصطلحات العلمية

(أ)

إبسوميت [إحدى المعادن الحاملة للكبريت]	epsomite
أبصال	bulbs
أبو بلاست [المكون غير الحى]	apoplast
إتزان إيقاعى يومى (أنظر فصل ٢١)	Circadian rhythms
أجاف (جنس نباتى) من ذوات الفلقة يتبع مجموعة نباتات البيئة الجافة	(Agave)
أجسام مخاطية	slime bodies
إجهاد رطوبى أرضى	soil moisture tension
إجهاد عمود الماء (فى أوعية الخشب)	tension water column
أجهزة جولجى	golgi apparatus
أحماض الكلوروفينوكسى (من الأوكسينات الصناعية التخليقية)	chlorophenoxy acids
أحماض أمينية	amino acids
أحماض أمينية أروماتيكية (حلقية)	aromatic amino acids
أحماض دهنية	fatty acids
أحماض عضوية	organic acids
أحماض نووية	nucleic acids (DNA/RNA)
اختبار أندوسبرم الشعير الحيوى	barley endosperm bioassay
اختبار البسلة القزمية الحيوى	dwarf pea bioassay
اختبار الذرة القزمية الحيوى	dwarf corn bioassay
اختبار حيوى لورقة الشوفان	Avena leaf bioassay
اختبار حيوى لورقة نبات الحميض	Rumex leaf bioassay
اختبار حيوى للسويقة الجنينية السفلى للخس	lettuce hypocotyl bioassay
اختبار إنحناء غمد ريشة الشوفان	Avena coleoptile curvature test
اختبار تثبيط جذر الكريس (حب الرشاد)	Cress root inhibition test
اختبار قطاعات غمد ريشة الشوفان	Avena Coleoptile Section test
إختزال	reduction

إختزال أمينى	reductive amination
إختزال ثانى أكسيد الكربون و	CO_2 reduction and
إيثيلين (هرمون نباتى)	ethylene
حمض البكتيك	pectic acid
إختزال ضوئى	photoreduction
إدماء (خروج الماء عند الأسطح المقطوعة)	bleeding
إدماع (فقد الماء خلال الثغور المائية)	guttation
إدمصاصى (مادة إدمصاصية من خواص السطوح فى الغرويات)	adsorbents
أدينوزين ثنائى الفوسفات (مختصر)	ADP. adenosine diphosphate
أدينوزين ثنائى الفوسفات جلوكوز (مختصر)	ADPG. adenosine diphosphate Glucose
أدينوزين ثلاثى الفوسفات (مختصر)	ATP. adenosine triphosphate
أرابيدوبسس (من نباتات العائلة الصليبية)	(Arabidopsis)
اراولة (من نباتات العائلة المركبة)	(Chrysanthemum)
ارتباط تكوينى أو تركيبى	conformational coupling
ارتباع (الاحتياجات الحرارية لبعض النباتات لكى تزهر)	vernalization
أرز (نبات يتبع العائلة النجيلية)	rice
إزالة السمية (الأوكسينات)	detoxification, auxins
أزموتيكى (أى مركب له نشاط أزموزى)	osmoticum
أزموزية	osmosis
أزموزية كهربية	electro- osmosis
أزموميتر (جهاز لقياس الضغط الأزموزى)	osmometer
اسبكترو فوتوميتر (جهاز قياس الأطياف الضوئية)	spectrophotometer
استجابات بعيدة المدى	long- term response
استجابات سريعة	rapid responses
استجابية (النبات) للفترة الضوئية	photo periodic response
استرنشيوم	strontium
استطالة	elongation
استروما (تركيب تحت بلاستيدى)	stroma
اسفيروزومات	spherosomes
اسينيديزمس (طحلب وحيد الخلية)	(Scenedesmus)
أشجار متساقطة الأوراق (التساقط)	deciduous trees, abscission
إشعاع تأينى	ionizing radiation
إشعاع لاصف	fluorescence
أشعة جاما	gamma radiation
إصفرار (بين تعريقى – عَرَضٌ مرضى يصيب النبات بسبب نقص بعض العناصر أو للاصابة ببعض الطفيليات)	chlorosis interveinal

إصلاح (مرض ناتج عن نقص النحاس)	reclamation
إظلام	darkness
أعمدة خشب	xylem ducts
أغشية	membranes
أغشية الثيلاكويد	thylakoid lamellae
أغصان جانبية	lateral shoots
إفرازات (نضح – إرتشاح)	exudates
اكتينومايسيس	(Actinomyces)
أكسدة	oxidation
أكسدة حيوية	biological oxidation
أكسدة ضوئية	photooxidation
أكسدة مع نزع مجموعة الكربوكسيل	oxidative decarboxylation
التصاقية (من خواص الماء وبعض المركبات الأخرى)	adhesion
الكترو ليتات	electrolytes
اللحاء	phloem
ألياف اللحاء	phloem fibers
امتصاص نوعى	specific absorption
آمو ١٦١٨	AMO 1618
(اسم تجارى للمركب الكيمائى)	

2- isopropyl -4- (trimethyl ammonium chloride) -5 methyl pepcpridene charpoxylate

أملاح فوسفات الكالسيوم	Calcium phosphate salts
أميلوبلاست (البلاستيدات النشوية)	amyloplasts
إنبات	germination
إنبات أرضي	hypogean germination
إنبات هوائى	epigean germination
إنبعاث كهروضوئى	photoelectric emission
أنبوبة لقاحية	pollen Tube
انتحاء	tropism
انتحاء أرضى	geotropism
انتحاء أرضى سالب	negative geotropism
انتحاء أرضي موجب	positive geotropism
انتحاء ضوئى	phototropism
أنتروبى (التشتت)	entropy
انتشار	diffusion
انتقال	translocation
انتقال الاليكترون	electron transport
انتقال سلبى (للأملاح المعدنية)	passive transport (mineral salts)

acropetal movement	انتقال قمى
active transport	انتقال نشط
anthocyanins	أنثوسيانين (صبغة حمراء توجد ذائبة فى الفجوات العصارية لبعض الأنسجة)
anthesins	انثسينات (عوامل تزهير مفترضة)
freezing point depression	انخفاض نقطة التجمد
endosperm	اندوسبرم (الغذاء المخزن فى البذور)
endodermis	اندودرمز (البشرة الداخلية فى سريح الجذر)
indoleacetaldehyde	اندول اسيتلدهيد (من المركبات الوسطية لتخليق اندول – ٣ – حمض الخليك)
indole-3- acetonitrile	اندول – ٣ – أسيتونيتريل (من المركبات الوسيطة لتمثيل اندول – ٣ – حمض الخليك)
indole-3- acetic acid (IAA)	اندول – ٣ – حمض الخليك (هرمون نباتى طبيعى)
enzymes	إنزيمات
IAA oxidase	إنزيم أكسدة اندول – ٣ – حمض الخليك
oxidation- reduction enzymes	إنزيمات أكسدة – اختزال (أخسدة)
urease	إنزيم تحلل اليوريا
triosephosphate dehydro	إنزيم نازع للهيدروجين من ثلاثيات الكربون المفسفرة
tryptophan synthetase	إنزيم تخليق التربتوفان
condensing enzyme	إنزيم تكثيف
constitutive enzyme	إنزيم تكونى (يوجد دائماً فى الخلايا)
sucrose synthetase	إنزيم تمثيل (بناء) السكروز
apoenzyme	إنزيم مجرد (أى الجزء البروتينى من الإنزيم)
hydrolytic enzymes	إنزيم محلل مائياً
inducible enzyme	إنزيم مستحث (يتكون عند توافر مادة لاستحثاث تكونه)
tryptophan decarboxylace	إنزيم نازع لمجموعة الكربوكسيل من التربتوفان
transferase	إنزيم ناقل
transglycosidase	إنزيم ناقل لمجاميع الجليوكسيدات
transmethylase	إنزيم ناقل لمجموعة الميثيل
transacylase	إنزيم ناقل لمجموعة الأسيل
transaminase	إنزيم ناقل لمجموعة الأمين
transhydrogenase	إنزيم ناقل للهيدروجين
insulin	أنسولين (بروتين يعمل كهرمون فى الإنسان والحيوان)
ripening	إنضاج (التسوية – يطلق على الثمار)
extinction (absorption spectra)	إنطفاء (الإمتصاص الطيفى)
reflectance	إنعكاس
devernalization	إنعكاس الإرتباع (أى إبطال الارتباع)

إنقسام الخلية	cell division
الميتوزى	mitosis
أنكسترودزمس (طحلب)	(Ankistrodesmus brauni)
أنورثيت (معدن أولى يحتوى على الكالسيوم والألمنيوم وأكسيد السيليكون)	anorthite
أنيون (أيون سالب الشحنة)	anion
أوركيد (نبات زهرى)	orchids
أوعية خشب	vessels, xylem
أوكسجين	oxygen
أوكسينات إحتياطية (مخزنة)	reserve auxins
أوكسينات حرة	free auxins
أوكسينات مرتبطة	bound auxins
أوكسينات مخزنة	storage auxins
أول أكسيد الكربون	carbon monoxide
أوينوثيرا (نبات زهرة ربيع المساء أو آذان الدب)	(Oenothera)
إيثرل (مادة صناعية منتجه للإيثيلين)	ethrel
إيثيلين (هرمون نباتى)	ethylene
أيض الحمض الشحمى العصارى	crassulacean acid metabolism
أيض الدهون	fat metabolism
أيدروكسيد حديديك (غروى كاره للماء)	ferric hydroxide
أيوجلينا (من الهدبيات)	(Euglena)
أيونات	ions
أيونات المولبدات	molybdate ions
أيونات الهيدروجين المنظمة	hydrogen ions buffers
إيلايت (معدن حامل للبوتاسيوم)	illite

(ب)

باروميتر (جهاز قياس الضغط الجوى)	barometer
بالوعات (أيضية)	sinks
بايريت (معدن حامل للكبريت)	pyrite
ببتيدات	peptides
بذور	seeds
براعم	buds
براعم جانبية	lateral buds
براعم طرفية	apical buds
برسيم حجازى (من العائلة البقولية)	alfalfa
برنشيمة	parenchyma

برنشيمة اللحاء	phloem parenchyma
بروتامينات	protamines
بروتينات الكلوروفيل	chlorophyll proteins
بروتين بسيط	simple proteins
بروتين فلافينى	flavoprotein
بروتين دهنى	lipoprotin
بروتين نووى	nucleoproteins
بروتين مرتبط	conjugated proteins
بروتين ملون	chromoprotein
بريسيكل (تشريح الجذر)	pericycle
بسلة (جنس نباتى يتبع العائلة البقولية)	(Pisum) Pea
بسلة المائدة	(sativum)
بصل (نبات تابع للعائلة البصلية)	onion
بطاطس (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)	potato
بعد النضج (فترة ما بعد النضج)	after ripening
بقوليات	legumes
بقولية (عائلة نباتية يتبعها العديد من النباتات الإقتصادية)	Leguminosae
بكتات الكالسيوم (من مكونات الصفيحة الوسطى)	calcium pectate
بكتريا التأزت (آزوتو باكتر)	(Azotobacter)
بكتريا القولون (إشرشيا)	(Escherichia coli)
بكتريا حمض الخليك	(Acetobacter
نوع أسيتجنم	acetigenum)
نوع زيلينم	xylinum)
بكتريا ذاتية التغذية	autotrphic bacteria
بكتريا هوائية	aerobic bacteria
بكتريا لا هوائية	autotrophic bacteria
بكتينات	pectins
بلزمة	plasmolysis
بلزمة أولية	incipient plasmolysis
بلازم نووى	nucleoplasm
بلازمودزماتا (خيوط بلازمية)	plasmodesmata
بلاستوسيانين	plastocyanin
بلاستو كينون	plastoquinone
بلاستيدات	plastids
بلاستيدات أولية	proplastids
بلاستيدات خضراء (كلوروبلاست)	chloroplasts

بلاستيدات عديمة اللون	leucoplasts
بلاستيدات ملونة	chromoplasts
بلانتاجو (نبات نهار طويل)	(Plantago lanceolata)
بنت القنصل	poinsettia
بنجر السكر (نبات يتبع العائلة الرمرامية)	sugar beet
بوتاسيوم	potassium
بوتو ميتر (جهاز لقياس النتح)	potometer
بورفيرا (طحلب أحمر)	(Porophyra neveocystis)
بورفيريديوم (جنس الطحالب الحمراء)	(Porphyridium)
بورفيرينات	porphyrins
بورون	boron
بولى ريبوزومات (عديدات الريبوزمات)	polyribosomes
بولى زومات	polysomes
بولى هيدروكسى الدهيد (الكربوهيدر)	polyhydroxyaldehydes (carbohydrates)
بولى هيدروكسى كيتونات (الكربوهيدرات)	polyhydroxy ketones (carboydrates)
بيروكيزومات	peroxisomes
بيروفوسفات	pyrophosphate
بيكان (نبات يتبع العائلةالجوزية (عين الجمل))	pecan
بينوسيتوزس (إمتصاص المواد السائلة بواسطة الخلايا الحية)	pinocytosis
بيوتيت (معدن حامل للبوتاسيوم والزنك)	biotite
بيورميسين	puromycin
بيورينات	purines

(ت)

تأثير التشبع (إمتصاص الأملاح)	saturation effect
تأثير التظليل	shading effect
تأثير إمرسون	Emerson effect
تأثير جبس دونان	Gibbs - Donnan effect
تأثير وإتزان دونان	Donnan effect and equilibrium
تأقت ضوئى	photoperiodism
تأين	ionization
تبادل	exchange
تبادل الأيون	ion exchange
تبادل الكتيون	cation exchange
تبادل النظير	isotopic exchang

تثبيت — fixation
تثبيت النتروجين — nitrogen fixation
تثبيت النتروجين لاتكافليا (بفعل الكائنات الدقيقة) — asymbiotic nitrogen fixation
تحرك ثغرى (فتح وقف الثغور) — stomatal movement
تحرك قاعدى — basipetal movement
تحلل جليكولى — glycolysis
تحلل كهربى — electrolysis
تحلل مائى — hydrolysis
تحليل الرماد — ash analysis
تحمل البرودة — cold tolerance
تخديش ميكانيكى (للبذور لإضعاف القصرة الصلبة) — mechanical scarification
تخديش (إصطلاح يطلق على أى طريقة تعيد إلى غطاء البذرة نفاذيتة للماء والأوكسجين) — scarification
تخديش كيميائى (لإزالة المواد الشمعية من قصرة البذور – لكسر سكونها) — chemical scarification
تخصص — specificity
تخمر — fermentation
تدرج الأوكسين — auxin gradient
تدرج منحدر الجهد الكيميائى — chemical potential gradient
تدرج منحدر الجهد الكهروكيميائى — electrochemical potential gradient
تدفق كتلى للأيونات — mass flow of ions
تربتوفان (حمض أمينى) — tryptophan
تربة — soil
ترتيب ميسيلى شعاعى — radial micellation
ترجمة — translation
ترسيب — precipitation
ترشيح — filtration
تركيب (النبات) التشكلى الضوئى — photomorphogenesis
تركيز — concentration
تركيز أيون الهيدروجين — hydrogen ion concentration
تركيز مادة التفاعل — substrate concentration
ترمس — (Lupinus
ترمس أبيض — albus)
ترمس أصفر — luteus)
ترمس شبة شجرى — arboreus)
تساقط — abscison

fertilizer	سماد
imbibition	تشرب
morphogenesis	تَشَكُّل ظاهرى (مورفولوجى)
self - replication	تضاعف ذاتى
grafting (vernalzation experiments)	تطعيم(تجارب الأرتباع)
photoinductive cycle	تعاقب ضوئى دائرى مُحِثْ
irrediate	تعريض للأشعة (تشعيع)
denaturation	تغير الطبيعة (يستعمل هذا الإصلاح عادة عند إفساد وتدمير طبيعة البروتينات)
apple	تفاح (نبات تابع للعائلة الوردية)
Bramley	براملى (صنف)
Delicious	ديليشيس (صنف)
Mclntosh	مكلنتوش (صنف)
dark reactions	تفاعلات الظلام
enzyme reactions	تفاعلات انزيمية
endergonic reactions	تفاعلات مستهلكة للطاقة
exergonic reaction	تفاعل طارد للطاقة
Hill reaction	تفاعل هل
dwarfism, genetic	تقزم (وراثى)
hardening (cold tolerance)	تَقْسِيَة (تحمل النباتات للبرودة)
liming	تكليس (إضافة الجير)
nodulation	تكوين عقد (عقد جذرية على معظم البقوليات)
pollination	تَلْقِيح
synthesis	تمثيل (بناء)
photosynthesis	تمثيل ضوئى
privet	تمر حنة (أسمه العلمى)(Ligustrum)
Haworth configuration	تناسق هاورث
stratification	تنضيد (كمر)
biological clock regulation	تنظيم الساعة الحيوية (البيولوجية)
respiration	تنفس
photorespiration	تنفس ضوئى
aeropic respiration	تنفس هوائى
anaeropic respiration	تنفس لا هوائى
aeration	تهوية
rosette	تورد – متورد (خروج الأوراق من سلاميات مُتَقَزمة)
assimilate stream	تيار نواتج التمثيل
grana thylakoids	ثيلا كويدات الجرانات

(ث)

ثابت بلانك	Plank's constant
ثانى أكسيد الكبريت	sulphur dioxide
ثغور	stomata
ثغور مائية (يتم عن طريقها الإدماع)	hydathodes
ثمار الزبدية (الإسم العلمى لهذا الجنس هو Persea)	avocado pears
ثمار لابذرية	parthenocarpy
ثنائى الببتيد	dipeptides
ثيمين (قاعدة نتروجينية)	thymine

(ج)

جاذبية	gravity
جبريلينات	Gibbrellins
جبريلا فيجيكورى (فطر مسبب لمرض البكانا فى الأرز)	(Gibberella fujikuroi)
جبس (كبريتات الكالسيوم)	gypsum
جدار الخلية	cell wall
جدار أولى	primary wall
جذر وتدى	tap root
جذور	roots
جذير (الجذر الجنينى للبادرة)	radicle
جرانات (بذيرات أو حبيبات تحت تركيبات بلاستيدية)	grana
جزيئات	molecules
جزيئات قطبية	polar molecules
جسيمات (أجسام) البيرونويد	pyrenoid bodies
جسيمات (أجسام) جولجى	golgi bodies
جسيمات دقيقة	microbodies
جفاف	drought
جلوبيولين (نوع من البروتينات)	glubulins
جلوتاثيون	glutathione
جليكوجين	glycogen
جليوكسيزومات	glyoxysomes
جنين	embryo
جهد أزموزى	osmotic potential
جهد الحشوة	matric potential

جهد الضغط	pressure potential
جهد كيميائى	chemical potential
جهد مائى	water potential
جواهر (كشافة)	reagents
جوايول (نبات يتبع العائلة المركبة)	guayule
جيلاتين	gelatin

(ح)

حالة الخمود	ground state
حاملات الصبغات (البلاستيدات)	chromatophores
حجرات خيمية (تستخدم فى الحقل لقياس النتح)	tent chambers
حجرة تحت ثغرية	substomatal chamber
حديد	iron
حرارة التبخير	heat of vaporization
حرارة الانصهار	heat of fusion
حرارة نوعية	specific heat
حرشفيات	scales
حركات النمو	growth movements
حركات تأثيرية	nastic movements
حركات تأثيرية سفلية	hyponasty
حركة تأثيرية علوية	epinasty
حركة ذات اتجاهين (الانتقال فى اللحاء)	bidirectional movement (phloem translocation)
حزازيات	bryophytes
حساسية ثغرية	stomatal sensitivity
حشيشة الخنزير	(Amaranhus retroflexus)
حشيشة الفلفل (حب الرشاد)	(Lepidium virginicum)
حشيشة جازون	(Poa pratensis)
حقول النقر الإبتدائية	primary pit fields
حلقات سنوية	annual rings
حمض البكتيك	pectic acid
حمض البوريك	boric acid
حمض الجبريليك	gibberellic acid
حمض الجليكوليك	glycolic acid
حمض الريبونيوكليك	ribonucleic acid (RNA)
حمض اكسينولينيك (أوكسين ب)	auxenolonic acid, sauxin B)

حمض اكسينتريوليك (أوكسين أ)	auxentriolic acid, auxin A
حمض الابسيسيك	abscisic acid
حمض الاسكوربيك (فيتامين ج)	ascorbic acid
حمض دى أوكسى ريبونيوكليك (مختصر)	(DNA) deoxyribonucleic acid
حموضة	acidity
حُميض (جنس نبات يتبع العائلة البوليجونية)	(Rumex)
حنطة (نبات لايتبع القمح من العائلة البوليوجونية)	buckwheat
حولى (نباتات يستمر نموها لعام واحد)	annuals
حويصلات	vesicles

(خ)

خردل (نبات يتبع العائلة الصليبية)	mustard
خردل هندى	(Brassica juncea)
خردلية (عائلة نباتية عُرفت فى الماضى باسم العائلة الصليبية)	Brassicaceae
خرشوف	artichoke
خروع	castor bean
خس (نبات يتبع العائلة المركبة)	lettuce
خشب السهم (نبات يتبع عائلة Capriliaceae)	arrowwood
خلية زلالية	albuminous cell
خلايا البشرة	epidermal cells
خلايا النخاع	pith cells
خلايا حارسة	guard cells
خلايا شعاعية	ray cells
خلايا مساعدة	accessory cells
خلايا مسبرنة	suberized cells
خلايا مُعينة (مساعدة)	subsidiary cells
خمود	quiescence
داتورة (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)	(Datura stramonium)
داليا (نبات زينة يتبع العائلة المركبة)	dahlia
داى إميد (ثنائى الأميد)	diimide
دخان (جنس نباتى يتبع العائلة الباذنجانية)	tobacco
دخن (نبات يتبع العائلة النجيلية)	millet
دردار (نبات يتبع العائلة الدردارية)	elm
درنات	tubers
دهون (ليبيدات)	lipids

دورة الجليوكسيلات	*glyoxylate cycle*
دورة الأملاح داخل النبات	circulation of salts
دورة حمض الستريك	citric acid cycle
دورة كربس	Krebs cycle
دولوميت (معدن حامل للماغنسيوم والكالسيوم)	dolomite
ديل الحصان (إحدى المجموعات النباتية الجنينية الأولية)	horsetail
ديهيدروجينيزات (انزيمات نازعات الهيدروجين)	dehydrogenases

(ذ)

ذبول	wilt
ذرات	atoms
ذرة (نبات)	maize
قزمية	dwarf
ذوات الحولين (نباتات تكمل دورة حياتها في حولين)	biennials
ذوات الفلقتين	dicots
ذوات الفلقة الواحدة	monocots
ذوبانية	solubility

(ر)

رابطة جليكوسيدية	glycosidic linkage
رابطة هيدروجينية	hydrogen bonding
رتبة الحركة	kinetic order
ردبيكيا (نبات يتبع العائلة المركبة)	(Rudbeckia speciosa) Wenderoth
رطوبة	humidity
رطوبة نسبية	relative humidity
رقم أفوجادرو (وهو عدد الكوانتات اللازم لإثارة مولاً واحداً من المادة)	Avogadro number
رقم دورة (الانزيم)	turnover number
رمرام (جنس نباتي يتبع العائلة الرمرامية)	(Chenopodium)
رنكيل (الشقيق) (أحد أجناس العائلة الشقيقية)	(Ranunculus)
روبيديوم	rubidium
ريبوز (سكر)	ribose
ريبوزومات (من العضيات الخلوية المسئولة عن تمثيل البروتين)	ribosomes
ريبوفلافين	riboflavin

ريبونيوكليوسيدات	ribonucleosides
رى تحت التربة (تحت القاع)	subirrigation
ريشة (المجموع الخضرى الجنينى فى البادرات)	plumule
ريدكتيز النترات (إنزيم اختزال النترات)	nitrate reductase

(ز)

زان (نبات يتبع العائلة الزانية) Fagaceae	beech
زنك	zinc
زوتيرون (أى يظهر المركب كأيون ذو شحنتين – موجبة وسالبة)	zwitterion

(س)

سبانخ (نبات يتبع العائلة الرمرامية)	spinach
ست المستحية (نبات يتبع العائلة البقولية)	Mimosa
سعة حقلية	field capacity
سكران أسود (نبات يتبع العائلة الباذنجانية)	(Hyoscyamus niger)
سكر	sugar
سكروز (سكر القصب – سكر ثنائى غير مختزل)	sucrose
سكريات أُحادية	monosaccharides
سكريات ثنائية	disaccharides
سكريات رباعية	tetrasaccharides
سكريات مختزلة	reducing sugars
سكريات مفسفرة	phosphorylated sugars
سكسينيل المرافق الانزيمى أ	succinyl coenzyme A
سكون	dormancy
سلسلة الفيتول (كلوروفيل أ)	phytol chain (chlorophyll a)
سلفيا (نبات يتبع العائلة الشفوية – نبات نهار قصير)	(Salvia occidentalis)
سوبر فوسفات	superphosphate
سوبرين	suberin
سورجم (جنس الذرة الرفيعة الذى يتبع العائلة النجيلية)	(Sorghum)
سويقة جنينية عليا (فى البادرات)	epicotyl
سويقة جنينية سفلى (فى البادرات)	hypocotyl
سلاميات	internodes
سيادة قمية (تأثير البرعم الطرفى على إنمائية البرام الجانبية)	apical dominance
سيانيديوم (طحلب)	(Cyanidium caldarium)

cytoplasm	سيتوبلازم
cytochromes	سيتوكرومات
cytokinins	سيتوكينينات (هرمونات نباتية)
(sedum	سيدم (جنس نباتى من عائلة Crássalaceae)
serine	سيرين (حمض أمينى)
cisternae	سيسترنا (أغشية تحت خلوية)
cycads	سيكادس (خف الجمل)

ccc. β-chloroethyltrimethyl ammoniun chloride

سيكوسيل (مثبط للنمو) (مختصر cycocel) إسمه الكيميائى

cilia	سيليا (من الكائنات الدقيقة الهدبية)
silica gel	سيليكا جل
silicon	سيليكون
(Silene armeria)	سيلين أرميريا (نبات يتبع العائلة القرنفلية – نبات نهار طويل)

(ش)

شب الليل (وقد يعرف باسم نبات الساعة الرابعة) (نبات يتبع عائلة Nactaginaceae)

mirabilis

endoplasmic reticulum (ER)	شبكة إندوبلازمية
rough endoplasmic reticulum	شبكة اندوبلازمية خشنة
smooth endoplasmic reticulum	شبكة إندوبلازمية ناعمة
electric charge (colloids)	شحنة كهربية (الغرويات)
casparian strip	شريط كاسبرى (فى تشريح الجذر)
root hairs	شعيرات جذرية
barley	شعير (نبات يتبع العائلة النجيلية وهو من حاصلات الحبوب الهامة)
codons	شفرات
free radicals	شقوق حرة
(Avena)	شوفان (جنس يتبع العائلة النجيلية)
senescence	شيخوخة
chicory	شيكوريا (نبات يتبع العائلة المركبة
(Secale cereale)	شيلم (نبات يتبع العائلة النجيلية)

(ص)

pigments	صبغات
accessory pigments	صبغة مساعدة
grana lamellae	صفائح الجرانات

صفائح الاستروما (تركيب تحت بلاستيدى)	stroma lomellae
صفائح غربالية	sieve plates
صفصاف (جنس نباتى يتبع العائلة الصفصافية)	salix
صفيحة وسطية (الغشاء الوسطى المكون من مواد بكتينية وكيتونات)	middle lamella
صمغ عربى (غرى)	arabic gum
صنوبر (قصير الورق)	pinus (short leaf pine)
صوديوم	sodium
صور وسطية	intermediate Form

(ض)

ضغط أزموزى	osmotic pressure
ضغط التشرب	imbibition pressure
ضغط هيدروستاتيكى (قوى اتزان الماء)	hydrostatic pressure
ضغط الامتلاء	turgor pressure
ضغط الإنتشار	diffusion pressure
ضغط جذرى	root pressure
ضغط جوى قياسى	standard atmospheric pressure
ضوء أحمر	red light

(ط)

طاقة	energy
طاقة التذبذب	vibrational energy
طاقة التنشيط	energy of activation
طاقة الكترونية	electronic energy
طاقة أيضية	metabolic energy
طاقة حرة (لجبس)	Gibbs Free energy (G)
طاقة دائرية محورية (طاقة تردد)	rotational energy
طاقة كيميائية	chemical energy
طاقة كينيتيكية انتقالية	translational Kinetic energy
طاقة نووية	nuclear energy
طبقة كهربية مزدوجة (الغرويات)	electrical double layer
طحالب خضراء مزرقة	blue- green algae
طحالب متعددة الأنوية	coenocytic algae
طرطوفة (نبات من العائلة المركبة)	(Jerusalem artichoke)
	chardakov's method in water potential measurement

chardakov's method in water potential measurement
طريقة شارداكوف لقياس الجهد المائى

gravimetric method in water potential measurement — طريقة مثقالية لقياس الجهد المائى

parasites — طفيليات

(Lycopersicum), tomato — طماطم (جنس نباتى يتبع العائلة الباذنجانية)"بندورة"

ground phase — طور أساس (أرضى)

continuous phase (colloids) — طور مستمر (الفرويات)

dispersed phase — طور منتثر

telophase — طور نهائى (للانقسام الغير مباشر) (الميتوزى)

absorption spectra — طيف ممتص (طيف الضوء الممتص بواسطة الصبغات النباتية)

(ظ)

plasmolytic phenomenon — ظاهرة بلزمة

(ع)

(Crassulacaea) — عائلة النباتات المتشحمة العصارية

Cruciferae (Brassicaceae) — عائلة (النباتات) الصليبية (الخردلية حالياً)

agent Orange — عامل البرتقال (خليط من المبيدات العشبية)

emulsifying agent — عامل مستحلب

sunflower — عباد الشمس (نبات يتبع العائلة المركبة)

duckweed (Lemna) — عدس الماء

polysaccharides — عديدات الببتيدات

poysaccharides — عديدات التسكر

succulents — عصارية (يطلق على النباتات)

cell sap — عصير خلوى (محتويات الفجوة العصارية)

nuclear sap — عصير نووى

(Aspergillus niger) — عفن أسود (فطر يصيب كثير من الحاصلات الزراعية)

nodules — عقد

deplasmolysis — عكس البلزمة

denitrification — عكس النترتة (تحول النترات إلى غاز النتروجين)

(Convolulus) — عليق (نبات)

active exchange processis in guard cells — عمليات التحول النشط فى الخلايا الحارسة

essential elements — عناصر أساسية

sieve tube elements — عناصر الانبوب الغربالى

trace elements — عناصر نادرة

grapes — عنب (نبات)

عنق	petiole
عوامل مرافقة	cofactors
عوامل مساعدة غير عضوية	inorganic cofactors

(غ)

غازات	gases
غرويات	colloids
غرويات كارهة للماء	hydrophobic colloids
غرويات محبة للماء	hydrophilic colloids
غريب فى انتحائه الأرضى	plagiogeotropic
غشاء الجرانات	grana membrane
غشاء بلازمى	plasmalemma
غشاء بلازمى داخلى (الغشاء الفجوى)	tonoplast
غشاء شبه منفذ	semipermeable membrane
غشاء نقرى	pit membrane
غطاء البذرة	seed coat
غمد الجذير	coleorhiza
غمد الريشة	coleoptile
غلاف جوى (مخلوط الغازات حول الأرض)	atmosphere
غلاف نووى (المحيط بنواة الخلية)	nuclear envelope

(ف)

فاصوليا	bean
فاصوليا (جنس نباتى يتبع العائلة البقولية)	(Phaseolus)
فتحة ثغرية	stomatal pores
فترة إظلام	dark period
فترة انضاج حرجة	climateric
فجل (نبات يتبع العائلة الصليبية)	(Raphanus sativus) radish
فراغات داخلية	inner spaces
فراغ حويصلى داخلى	intercisternal space
فسفرة	phosphorylation
فسفرة تأكسيد	oxidative phosphorylation
فسفرة تمثيل ضوئية	photosynthetic phosphorylation
فسفرة ضوئية	photophosphorylation
فسفور	phosphorus

فسفون (الاسم التجارى لمركب صناعى مثبط للنمو)

phosfon D. tributyl 1-2,4 dichlorobenzylphosphonium chloride

electrophoresis	فصل كهربى (هجرة كهربية)
Fungi	فطريات
catalytic action	فعل حفزى (فعل الإنزيمات)
spectrum action	فعل طيفى
carrier concept	فكرة الحامل
florigen	فلوريجين (هرمون نباتى - عامل التزهير)
photons	فوتونات (وحدة الطاقة الضوئية)
effervescence	فوران
phosphate	فوسفات
pyridoxal phosphate	فوسفات البيرودكسال
pyridoxamine phosphate	فوسفات البيرودكس أمين
sucrose phosphate	فوسفات السكروز
triose phosphtes	فوسفات السكريات الثلاثية
calcium phosphate	فوسفات الكالسيوم
calcium hydrogen phosphate	فوسفات الكالسيوم الهيدروجينية
inorganic phosphate	فوسفات غير عضوى
peroxides	فوق أكاسيد
hydrogen peroxide	فوق أكسيد الهيدروجين
soybean	فول الصويا
metallo flavoproteins	فلافو بروتين معدنى (يتكون منه إنزيم اختزال النترات)
phytochrome	فيتوكروم (الصبغ النباتى المسئول عن الاستحثاث لفترة التأقت الضوئى)
viruses	فيروسات
tobacco ring spot virus	فيروس البقع الحلقية فى الدخان
tobacco mosaic virus	فيروس تبرقش الدخان
phyçoerythrins	فيكو إرثرين (صبغة من صبغات الطحالب الحمراء)
phycobilins	فيكو بيلينات
phycobilisomes	فيكو بيليزومات
phycocyanins	فيكوسيانينات (صبغة طحلبية)
(Fusarium moniliforme)	فيوزاريوم (فطر المرحلة اللاجنسية)
phenoxyacetic acid chlorinated	فينوكسى حمض الخليك الكلورينية

(ق)

قانون بلانك	Planck's Law
قانون جراهام للإنتشار	Graham's Law of diffusion
قانون هنرى (فى الإنتشار)	Henry's Law
قرع الكوسة	squash
قرع عسلى (يقطين)	pumpkin
قرنفل (جنس نباتى يتبع العائلة القرنفلية)	(Dianthus)
قشرة	cortex
قصب السكر	sugarcane
قصيبات (أوعية الخشب)	tracheids
قَطْر	entrainment
قطن	cotton
قمة المجموع الخضرى (الأغصان)	shoot tip
قنبعات (أحدى التركيبات المورفولوجية لأزهار العائلة النجيلية)	glumes
قنبلة الضغط لقياس الجهد المائى	pressure bomb for water potential measurement

(ك)

كائنات أولية ليس لها أنوية محددة (مثل البكتريا والطحالب)	prokaryotes
كائنات حية دقيقة	microorganisms
كائنات دقيقة مسببة للاصداء	rust organisms
كائنات عديدة الخلايا	multicellular organisms
كاتيون (الأيون الموجب)	cation
كاروتين (صبغة بلاستيدية مساعدة فى عملية التمثيل الضوئى)	carotene
كاروتينات	carotenoids
كازين (بروتين اللبن)	casein
كالسيت (معدن حامل للكالسيوم)	calcite
كالسيوم (من العناصر المعدنية الأساسية للنبات)	calcium
كاميليا (نبات يتبع عائلة Theaceae)	camellia
كبريت	sulfur
كتان (نبات)	Flax
كثافة الجزيئات المنتشرة	density of diffusing molecules
كثافة ضوئية	optical density
كربوهيدرات	carbphydrates

كرفس (نبات من العائلة الخيامية)	celery
كرنب (نبات من العائلة الصليبية)	cabbage
كرنب كرنب بروكسل (نبات من العائلة الصليبية)	brussels sprouts
كروماتوجراف (إحدى طرق الفصل للمواد العضوية)	chromatography
كروماتين	chromatin
كروموزومات	chromosomes
كروموزومات نووية	nucleolar chromosomes
كريز (جنس يتبع العائلة الوردية)	Cherry
كريستا (الأفرع البارزة)	cristae
كريسكوبية (طريقة الإختبار البارد لتقدير الجهد الأزموزى)	Cryoscopy
كرينم (نبات زينة نصف مائى يتبع العائلة النرجيسية)	(Agapanthus umbellatas)
كلسوبيريت (صخور أولية تحتوى على نحاس وكبريت وحديد)	chalcopyrite
كلورمفينيكول (من المضادات الحيوية)	chloramphenicol
كلور نشيمية (الخلايا البرنشيمية المحتوية على بلاستيدات خضراء)	chlorenchyma
كلورفيل (اليخضور)	chlorophyll
كلوريد الكوبلت	cobalt chloride
كلورين	chlorine
كلوريلا (طحلب وحيد الخلية)	chlorella
كوانتوزومات	quantosomes
كوبلت (عنصر يلعب دوراً فى تثبيت النتروجين الجزيىء)	cobalt
كورنبكتريوم	(corynebacterium fascians)
كوليوس (جنس نباتى يتبع العائلة الشفوية)	(Coleus)
كومارين	(Coumarin)
كلاميديمونس (طحلب)	(Chlamydomonas)
كيتونات	ketones
كيوتين (أديم)	cutin
كينتين (من الهرمونات النباتية)	kinetin

(ل)

لجنين (من مركبات الجدار الخلوى)	lignin
لحاء	phloem
لسان العصفور (نبات)	(Fraxinus)
لويفات دقيقة	microfibrils
ليزيميتر (ميزان يستخدم لقياس (البخزنتح) فى الحقل)	lysimeter
ليمونيت (معدن حامل للحديد)	limonite

ليوناريا (نبات يتبع العائلة الصليبية)	(Lunaria biennis)
لا إلكتروليتات (مواد غير متأينة)	nonelectrolytes

(م)

ماء	water
مبدأ الطرد لباولى	pauli exclusion principle
مبيدات العشبيات (مبيدات الحشائش)	herbicides
متعددة الأنوية	Coenocytic
مثبطات	inhibitors
مثيونين (حمض أمينى يحتوى على الكبريت)	methionine
مجد الصباح اليابانى (نبات يتبع العائلة العلاقية)	Japanese morning glory
مجموعات فعالة (بروتينات وإنزيمات)	prosthetic groups
مجموعات مختزلة	reducing groups
محلول زائد التركيز	hypertonic solution
محلول سوى الأزموزية	isotonic solution
محلول عيارى	normal solution
محلول ناقص التركيز	hypotonic solution
مخروطيات (من معرات البذور)	Conifers
مخطط z	Z-scheme
مذيب عام	universal solvent
مرافق إنزيمى أ	coenzyme A
مرافق إنزيمى ك	coenzyme Q
مرستيم طرفى	apical meristem
مرض الباكانا (البادرات الشاردة فى الأرز)	bakanae disease
مركبات بولى هيدروكسى	poly hydroxy compounds
مركبات ذات قطبين	dipolar substances
مركبات مترددة (الأمفوتيرية)	amphoteric compounds
مركب مخلبى	chelating agent
مزارع التنقيط	drip culture
مزارع مائلة (منحدرة)	slop culture
مزارع مائية	hydroponic culture
مزرعة محاليل	solution culture
مستحلب (من المحاليل)	emulsions
مسكوفيت (معدن حامل للبوتاسيوم مسلك التحلل الجليكولى	glycolytic pathway
مسلك الجليكوليت	glycolate pathway

مسلك إمبدن – مايرهوف – بارنس فى التحلل الجليكولى	Embden-Myerhof-Parnas pathway
مسلك هاتش – سليك	Hatch-Slack pathway
مسلك كالفن – بتسون (فى تثبيت ثانى أكسيد الكربون فى التمثيل الضوئى)	Calvin-Benson pathway
مضادات الجبريلينات	antigibberellins
مضادات الأكسدة	antioxidants
مضادات الأوكسينات	antiauxins
مضخات	pumps
مضخة الأيون	ion pump
معادلة نيرنست	Nernst equation
معامل الحرارة Q_{10}	temperature coefficient Q_{10}
معدل النضج (الإرتشاح)	Q_{10} ratio rate
معرات البذور	Gymnosperms
معقد الحامل – الأيون	carrier-ion complex
معقد الإنزيم – مادة التفاعل	enzyme- substrate complex
معوقات النمو	growth retardants
مغطاة البذور (أى النباتات الزهرية)	Angiosperms
مكافىء كميو ضوئى	photochemical equivalence
ملح (أملاح)	salt (s)
منشطات (مشجعات الانبات)	promoters, germination
منظمات	buffers
منظمات النمو	growth regulators
منظمات التزهير	glowering regulators
منظمات الأزموزية	osmoregulators
منظمات نباتية	plant regulators
مواد بكتينية	pectic substances
موالح	citrus
موجات كهرومغناطيسية (الموجات الضوئية)	electromagnetic waves
موديل مبرقش سائل	fluid mosaic model
موز	banana
مولبدنيوم (عنصر أساسى فى تغذية النبات)	molybdenum
ميتوكندريا (من عضيات الخلية التى تختص بالأكسدة الحيوية)	mitochondria
ميسيليات (رقائق أو صفائح)	micelles
ميكروزوم	microsome

(ن)

ناتج تفاعلات الإنزيم	enzyme reaction product
نباتات البيئة الملحية (تحتمل الملوحة)	halophytes
نباتات الظل	shade plants
نباتات النهار الطويل	long day plants
نباتات النهار القصير	short day plants
نباتات محتاجة للبرودة	cold-requiring plants
نباتات ثلاثية الكربون ك٣	C_3 plants
نباتات حساسة للبرودة	chilling sensitive plants
نباتات رباعية الكربون ك٤	C_4 plnts
نباتات محايدة لطول النهار	day-neutral plants
نباتات مشمسة	sun plants
نباتات مقاومة للبرودة	chilling-tolerance plants
نباتات وسطية الرطوبة (تعيش فى البيئة نصف الرطبة)	mesophytes
نتح أديمى	cuticular transpiration
نتح عديسى (فقد الماء عن طريق العديسات)	lenticular transpiration
نترات البوتاسيوم	potassium nitrate
نترته (تحول الأمونيا إلى نترات)	nitrification
نجيليات	grasses
نجيلية (عائلة نباتية)	Gramineae
نحاس	copper
نخر (وجود بقع نتيجة نقص بعض العناصر)	necrosis
نزع الأوراق	defoliation
نزع مجموعة الكربوكسيل	decarboxilation
نسبة الجذور إلى المجموع الخضرى	root-shoot ratio
نسبة الذبول الدائم	permanent wilting percentage
نسيج الكمبيوم	cambial tissue
نسيج وسطى (فى تشريح الورقة)	mesophyll
نشا	starch
نضج	ripeness
نظام ترتيب الأوراق (التربيع الورق)	phyllotaxy
نظام ضوئى ١	photosystem 1
نضام ضوئى ٢	photosystem 11
نظام كاره لوسط الإنتشار	lyophobic system

نظام محب لوسط الإنتشار lyophilic system
نظام نقل الاليكترون electron transport system (ETS)
نظرية التبادل بالملامسة contact exchange theory
نظرية الجسيمات أو الرقائق corpuscular theory
نظرية الشد المتماسك Cohesion- tension theory
نظرية تبادل حمض الكربونيك فى امتصاص الأملاح Carbonic acid exchange theory in salt
نظرية كولودنى – ونت (إحدى النظريات التى تفسر تأثير الأوكسين على الانتحاءات
Cholodny-went theory
نفاذية permeability
نقر زوجية pit pairs
نقطة التعادل الكهربى (فى البروتينات والأحماض الأمينية) isoelectric point
نقطة التعويض لثانى أكسيد الكربون carbon dioxide compensation point
نقطة الغليان (للسوائل) boiling point
نقل مجموعة الأمين transamination
نمو حامضى acid growth
نمو غير مستجيب للانتحاء الأرضى ageotropic growth
نواتج التمثيل assimilates
نوية (داخل نواة الخلية) nucleolus
نيتروباكتر (بكتريا تؤكسد الأمونيا) Nitrobacter
نيتيلا (طحلب من طحالب المياه العذبة) (Nitella clavata)
نيكوتيناميد أدنين ثنائى النيوكليوتيد nicotinamide - adenine dinucleotide (NAD)
نيكوتيناميد أدنين ثنائى النيوكليوتيد فوسفات (NADP)
nicotinamide adenine dinucleotide phosphate
نيوروسبرا (فطر يسبب العفن) (Neurospora)
نيوكليتيدات البيرين pyridine nucleotides
نيوكليوتيدات nucleotides
نيوكليوتيد البيريمدين pyrimidine nucleotide

(هـ)

هرمونات hormones
هرمونات تزهير flowering hormones
هرمونات نباتية phytohormones
هرمونات نمو growth hormones
هدبيات flagella
هستدين (حمض أمينى قاعدى) histidine
هكسوزات (سكريات سداسية الكربون) hexoses

هورن بلند (معدن محتوى على الزنك)	hornblende
هيبونيتريت	hyponitrite (HNO)
هيدرازين $(H_2N\text{-}NH_2)$	hydrazine
هيدروجين	hydrogen
هيدروكسيلامين (NH_2OH)	hydroxylamine
هيموجلوبين	hemoglobin
هيميسليولوز (من الكربوهيدرات المكونة للجدر الخلوية)	hemicelluloses
وحدة ضوء تمثيلية	photosynthetic unite
ورقة نباتية (أوراق)	leaf (leaves)

(ى)

يوراسيل(قاعدة نتروجينية)	Uracil
يوريدين ثنائى الفوسفات	uridine diphosphate (UDP)
يوريدين ثنائى الفوسفات جلوكوز	uridine diphosphate glucose


مطابع المكتب المصري الحديث
MODERN EGYPTIAN PRESS

مطابع المكتب المصرى الحديث
MODERN EGYPTIAN PRESS
الكيلو ١٠ الطريق الزراعى مصر اسكندرية ص ب ٣٥ شبرا الخيمة ت: ٩٥٧٩٥٩